Matière
à débattre & décider

La conscience des animaux

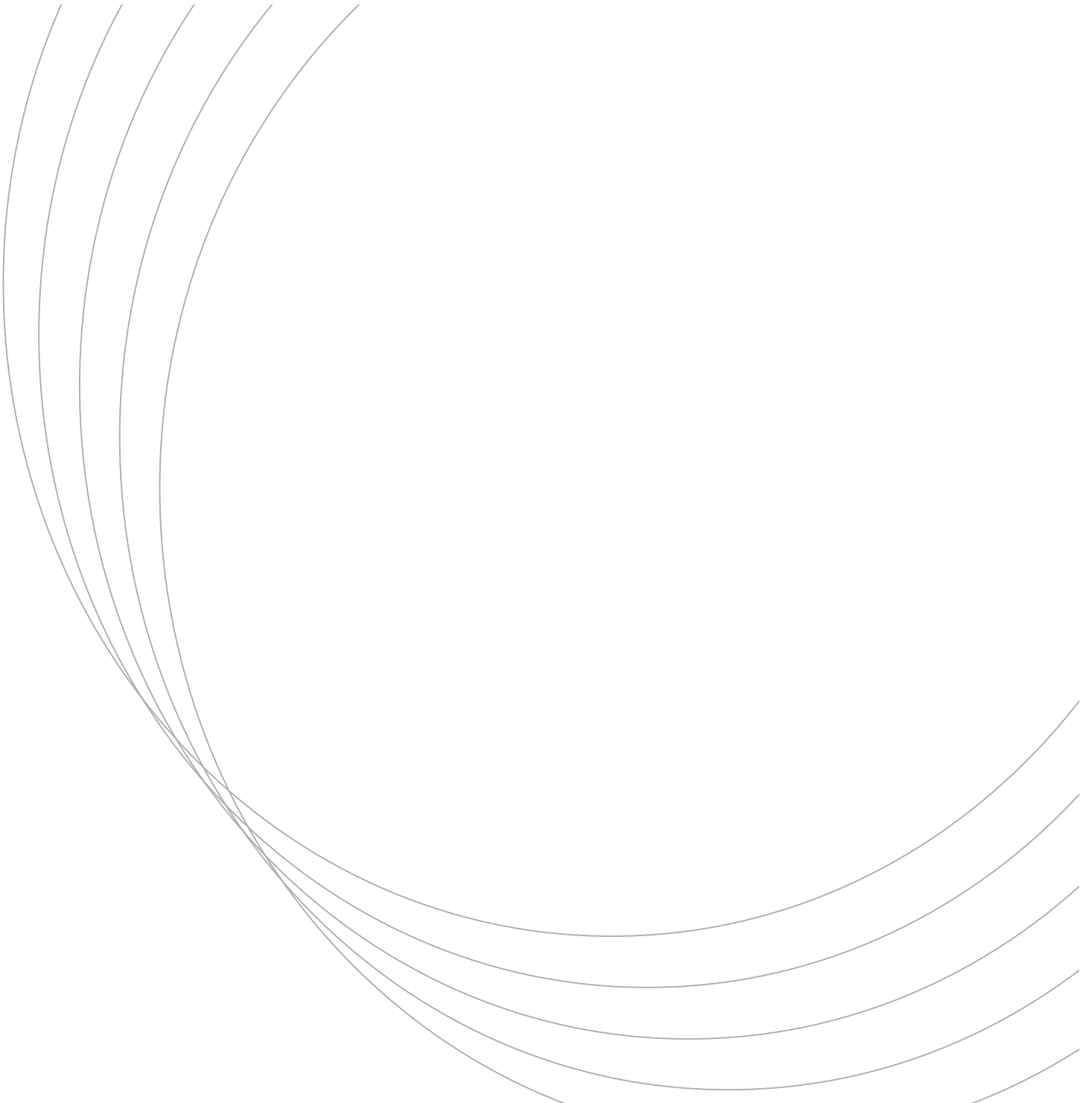
P. Le Neindre, M. Dunier, R. Larrère, P. Prunet, coord.



éditions Quæ

La conscience des animaux

P. Le Neindre, M. Dunier, R. Larrère, P. Prunet, coord.



Collection *Matière à débattre et décider*

Impacts des sons anthropiques sur la faune marine
S. Chauvaud, L. Chauvaud, A. Jolivet, coord.
2018, 112 p.

L'eutrophisation
Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité
G. Pinay, C. Gascuel, A. Ménesguen, Y. Souchon, M. Le Moal,
A. Levain, C. Étrillard, F. Moatar, A. Pannard, P. Souchu
2018, 178 p.

Restaurer les milieux et prévenir les inondations grâce au génie végétal
F. Rey
2018, 116 p.

La dépendance alimentaire de l'Afrique du Nord et du Moyen-Orient à l'horizon 2050
B. Schmitt, C. Le Mouël
2017, 144 p.

Agriculture et alimentation durables
Trois enjeux dans la filière céréales
G. Charmet, J. Abécassis, S. Bonny, A. Fardet, F. Forget, V. Lullien-Pellerin
2017, 192 p.

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex, France
www.quae.com

© Éditions Quæ, 2018

ISSN : 2115-1229
ISBN (NUM) : 978-2-7592-2871-3
ISBN (papier) : 978-2-7592-2870-6
ISBN (ePub) : 978-2-7592-2872-0

Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6e.

Sommaire

Avant-propos 5

Introduction 6

1. Contexte social, éthique et juridique de cette expertise 9
Un débat social concernant les animaux sous notre dépendance 9
Considérations éthiques 11
Le contexte juridique 14

2. La conscience dans le règne animal : perspectives historiques, épistémologie et définitions 17
Philosophes et animaux : bref rappel historique 17
La conscience dans les sciences biologiques : perspective historique, de Lamarck à Griffin 23
Considérations théoriques contemporaines 26
Conclusion 31

3. La conscience chez les humains 33
Conscience *versus* inconscience 34
La quête des corrélats neuronaux de la conscience 37
Théories de la conscience 41
Conclusion 43

4. La conscience chez les animaux 45
Les émotions 46
La métacognition 52
Le voyage dans le temps chez les animaux 57
Conscience et comportement social 60
L'étude des relations homme-animal peut-elle apporter un éclairage sur la conscience animale ? 66
Les corrélats neuronaux de la conscience 72
Pour conclure 82

5. Conscience et douleur 87
La conscience et le traitement des informations sensorielles 87
La douleur 87
L'intégration d'ordre supérieur de la douleur : douleur et conscience 90
Conscience et douleur : les similitudes entre animaux et humains 91
Conclusion 93

6. Fonction et phylogénie de la conscience 95
Les différentes formes de conscience ont-elles une fonction adaptative ? 95
Conscience, adaptation et sélection naturelle 96
L'émergence de la conscience dans la phylogénie 98
Conclusion 99

Conclusion générale 101

Lexique 105

Références bibliographiques 107

Auteurs et éditeurs de l'ouvrage 117

Avant-propos

Le présent ouvrage, préparé par les éditeurs Pierre Le Neindre, Muriel Dunier, Raphaël Larrère et Patrick Prunet, est une synthèse issue de l'expertise scientifique collective de l'Inra sur « La conscience animale », qui avait été faite à la demande de l'Autorité européenne de sécurité alimentaire. L'expertise, effectuée de 2015 à 2017, présente un état des lieux des connaissances scientifiques disponibles dans la littérature en analysant quelque 3 000 articles scientifiques et ouvrages philosophiques. Le rapport qui en est issu (169 pages avec 659 références) a été publié en anglais dans l'*EFSA Journal,* sous *EFSA Supporting Publications* le 24 avril 2017 (doi:10.2903/sp.efsa.2017.EN-1196). La plupart des auteurs du rapport ont contribué au présent ouvrage.

Des résumés en français et en anglais, un glossaire anglais-français ainsi qu'une bande dessinée d'illustration sont également disponibles sur le site de l'Inra : http://institut.Inra.fr/Missions/Eclairer-les-decisions/Expertises/Toutes-les-actualites/Conscience-animale.

Un lexique est disponible en fin d'ouvrage pour expliciter certains termes employés, notamment aux chapitres 3 (« La quête des corrélats neuronaux de la conscience ») et 4 (« Approche descendante de la conscience chez les animaux »).

Introduction

Muriel Dunier, Pierre Le Neindre

Les animaux[1] ont-ils une conscience ? Comment perçoivent-ils leur propre monde ? Ces questions font l'objet de débats dans la communauté scientifique aussi bien pour des raisons académiques que pour des raisons pratiques. Ainsi, le 7 juillet 2012, un collectif de scientifiques de premier plan mené par Philip Low a éprouvé la nécessité de publier en Angleterre un manifeste intitulé *La Déclaration de Cambridge sur la conscience*. Il énonce qu'« une convergence de preuves indique que les animaux non humains disposent des substrats neuro-anatomiques, neurochimiques et neurophysiologiques des états conscients ainsi que de la capacité d'exprimer des comportements intentionnels… ». Il appelle à l'intensification des recherches pour connaître plus avant cette capacité des animaux.

Faisant suite à une précédente expertise scientifique collective menée à bien par l'Inra pour le compte du ministère français de l'Agriculture, *Douleurs animales : les identifier, les comprendre, les limiter chez les animaux d'élevage* (Le Neindre *et al.*, 2009), l'Inra entreprit en 2015 une nouvelle expertise scientifique pluridisciplinaire visant à effectuer une revue critique de la littérature sur la conscience animale. Ce travail a été fait à la demande de l'unité Santé et Bien-Être animal de l'Autorité européenne de sécurité alimentaire (requête EFSA-Q-2015-00390, contrat n° EFSA/Inra/2015/01), localisée à Parme en Italie.

La Délégation à l'Expertise scientifique collective, à la Prospective et aux Études de l'Inra a coordonné de 2015 à 2017 le travail d'un collectif d'experts (voir la liste en fin d'ouvrage) de champs disciplinaires variés, des sciences biologiques et sociales. Leur rapport en anglais (169 pages, 659 références, Le Neindre *et al.*, 2017) s'appuie sur une analyse aussi exhaustive que possible (3 000 articles) des connaissances scientifiques et philosophiques disponibles dans la littérature internationale, issues en particulier de la base de données bibliographique Web of Science™ Core Collection. La restitution des résultats de l'expertise collective s'est déroulée le 11 mai 2017 à l'EFSA devant les représentants du réseau Bien-être animal des pays de l'Union européenne. Ce travail a depuis fait l'objet de multiples présentations dans différentes instances françaises, en particulier à l'Inra.

La question de la conscience chez l'homme a été pendant longtemps l'objet d'opinions très fortes et divergentes dans les domaines religieux, philosophique et, plus récemment,

1. Dans tout le texte, « animaux » est pris au sens d'animaux non humains.

scientifique. Il était donc important de les synthétiser pour comprendre les enjeux et les controverses qui en sont issues, lesquelles deviennent encore plus complexes et vives quand il s'agit de considérer l'existence éventuelle de la conscience chez les animaux. Ainsi, certains auteurs pensent qu'il existe une frontière infranchissable entre l'homme et l'animal et que la conscience serait spécifiquement humaine. En revanche, d'autres supposent son existence non seulement chez les humains, mais également chez d'autres animaux. Ils s'interrogent sur l'éventail des capacités cognitives des animaux et de leurs niveaux de conscience et sur les conséquences éthiques qui peuvent en découler. La communauté scientifique reconnaît enfin qu'une meilleure compréhension de la conscience animale est un préambule essentiel pour une bonne connaissance du comportement animal, en particulier lorsque les animaux sont confrontés à des situations inédites, difficiles ou stressantes.

La question de la conscience a été particulièrement étudiée sur les humains. C'est dans ce contexte que des concepts ont été élaborés et que des dispositifs expérimentaux ont été mis au point. Les auteurs de cette expertise se sont donc efforcés de faire la synthèse de ces connaissances pour clarifier les bases de la réflexion sur les animaux. Ils ont été cependant toujours très attentifs à vérifier la validité de cette transposition. Afin d'éviter un anthropomorphisme latent et facile, une démarche a été mise en place pour s'assurer que les questions posées s'adressent bien à des animaux. Il faut remarquer que la littérature qui a été mobilisée dans ce rapport ne porte souvent pas directement sur la conscience, mais elle nous a semblé pertinente pour éclairer des aspects qui sont reliés directement ou indirectement avec la conscience. Enfin, les travaux retenus concernent un nombre limité d'espèces. Il nous a fallu proposer avec précaution des critères permettant d'extrapoler les principales conclusions obtenues chez l'homme aux animaux, ou au moins à certains groupes d'animaux sur lesquels ont été mis en évidence des aptitudes cognitives et des fonctionnements neuronaux dont on sait qu'ils président à différents contenus de conscience chez les humains.

Appréhender la conscience chez les animaux est un objectif ambitieux, mais dans un souci d'opérationnalité nous avons choisi de circonscrire cet objectif.

Il aurait été éventuellement possible de rapporter plus en détail les travaux conduits sur l'homme, et en particulier les conséquences de problèmes neurobiologiques sur les manifestations de la conscience, mais l'existence de synthèses conséquentes sur le sujet rendait ce travail en grande partie inutile. Le lecteur peut se reporter sur des synthèses publiées en français (par exemple Damasio, 1999 ; 2012). Des sujets fascinants auraient également pu être traités tels que celui de la comparaison des animaux et des machines « intelligentes » dans leurs capacités de résolution des problèmes. Mais ils ont été écartés pour ne conserver que des sujets directement liés à la conscience. De même, nous avons choisi de ne pas nous focaliser sur les grands singes, qui sont toujours donnés comme exceptionnels car proches de l'homme. Des synthèses sur le sujet sont désormais disponibles, dont celle de De Waal (2016).

D'un point de vue pratique, ces connaissances sur la conscience des animaux devraient permettre de mieux appréhender la façon dont ils perçoivent la situation dans laquelle ils se trouvent. En ce sens, elles prolongent et dépassent les considérations concernant le bien-être des animaux.

Le présent ouvrage est une synthèse faite à partir du rapport de l'expertise scientifique collective de l'Inra, publié en anglais le 24 avril 2017 dans le *Journal de l'EFSA*, *EFSA Supporting Publications* (Le Neindre *et al.*, 2017).

Il se décline en six chapitres :
– le contexte social, éthique et juridique dans lequel s'inscrit cette expertise (chap. 1) ;
– la conscience dans le règne animal : perspectives historiques, épistémologie et définitions (chap. 2) ;
– il est suivi d'un aperçu des connaissances actuelles sur la conscience humaine, pour lesquelles les principaux concepts novateurs existants ont été développés car ils sont utiles à notre compréhension des données disponibles sur les animaux (chap. 3) ;
– le suivant développe les composantes comportementales et neurobiologiques des animaux qui permettent de parler de contenus de conscience plus ou moins élaborés. Ce chapitre constitue le cœur de l'expertise (chap. 4) ;
– les conséquences de la prise en compte de la conscience pour mieux comprendre le bien-être, la souffrance et la douleur (chap. 5) ;
– l'importance de la conscience dans les capacités d'adaptation des animaux, en particulier les composantes phylogénétiques (chap. 6) ;
– l'ouvrage conclut par des pistes de recherches à développer à l'avenir issues des réflexions menées dans différentes instances scientifiques.

1. Contexte social, éthique et juridique de cette expertise

Raphaël Larrère, Nicolas Delon, Sonia Desmoulin-Canselier

Ce chapitre présente le contexte dans lequel intervenait cette expertise scientifique collective de l'Inra. Nous étions conscients, lorsque nous nous y sommes engagés, que nous nous insérions dans une configuration sociale marquée par un débat public sur le sort que nos sociétés modernes réservent aux animaux, un débat conflictuel et parfois vif. Mais cette expertise s'inscrit aussi dans des controverses éthiques concernant ce qu'il faut respecter chez les animaux, et dans un contexte juridique dont les récentes modifications sont sujettes à des interprétations contrastées.

Bien que l'expertise ait pris en considération les comportements et les capacités cognitives d'animaux sauvages, nous nous focaliserons dans ce chapitre sur les débats qui concernent les animaux qui sont élevés soit comme auxiliaires et fournisseurs de services divers, soit pour la production alimentaire ou l'expérimentation scientifique. Il s'agit de simplifier l'exposé, dans la mesure où les contestations sociales concernant la chasse ou la lutte contre les « nuisibles » articulent considérations écologiques et morales, et où le droit les appréhende certes en tant qu'individus doués de sensibilité, mais plus encore en tant que spécimens d'espèces ayant des statuts juridiques particuliers (gibier, nuisible, espèce protégée).

Qu'il s'agisse d'animaux de ferme, de laboratoire ou de compagnie, ceux qui en prennent soin font, en quelque sorte, société avec eux. Domestiquer, c'est échanger des informations, des services et des affects. Pour y parvenir, il faut acquérir une certaine compréhension de leur comportement, s'interroger sur ce qu'ils sont et sur les particularités de leur psychisme. Connaître leur univers mental informe sur ce que nous devons respecter en eux et donc sur notre responsabilité à leur égard.

Un débat social concernant les animaux sous notre dépendance

Que les animaux soient des êtres sensibles est une conviction largement partagée. Elle est confortée de longue date par ce que l'on sait d'eux. Il s'ensuit un certain consensus pour reconnaître que le traitement qu'on leur fait subir est une question importante. On considère souvent que respecter l'être sensible dans l'animal domestique,

c'est prendre en compte son bien-être. Le bien-être des animaux serait ainsi, aux yeux des scientifiques qui s'en préoccupent aussi bien que des acteurs sociaux concernés, une « demande sociale » contemporaine. L'argument en est le suivant.

Au lendemain de la Seconde Guerre mondiale, la demande sociale fut de disposer de produits animaux en quantités croissantes et à des prix accessibles pour des budgets modestes. Les recherches zootechniques et vétérinaires se sont donc appliquées à augmenter la productivité de l'élevage. L'objectif de fournir en abondance des produits bon marché ayant été atteint, la demande sociale se porte désormais sur de nouveaux attributs des productions animales. Elle exige des produits sains et de bonne qualité organoleptique. Elle réprouve les élevages qui polluent leur environnement et est de plus en plus sensible aux conditions dans lesquelles les animaux ont vécu et à la manière dont ils ont été traités. C'est pour répondre à cette transformation de la demande sociale qu'il conviendrait de mobiliser différentes disciplines pour évaluer le bien-être des animaux et mettre au point des pratiques productives susceptibles de satisfaire ainsi les attentes du public. Mais de quelle demande sociale s'agit-il exactement lorsqu'il est question de bien-être animal ? Les économistes ont de cette notion une définition précise. Lorsqu'ils l'évoquent, ils parlent d'une demande validée par le marché. Elle se modifie en raison des préférences des consommateurs, et s'exprime par le prix que ceux-ci sont prêts à consentir pour telle ou telle caractéristique d'un produit, d'un service ou d'un bien. Faut-il donc entendre par là que les consommateurs sont déterminés à payer plus cher les produits d'animaux élevés dans des conditions certifiées conformes à leur bien-être ? Plusieurs enquêtes ont effectivement révélé un consentement à payer significativement supérieur en faveur de méthodes d'élevage respectant le bien-être des animaux. Mais, outre qu'il y a d'importants écarts entre les déclarations d'intention et les comportements réels, les consommateurs associent généralement le bien-être des animaux à la qualité de leurs produits, si bien qu'il est difficile d'attribuer le consentement à payer aux seules conséquences des méthodes d'élevage sur le vécu des animaux. Faut-il considérer qu'une enquête d'opinion révélerait que le public réprouve, dans sa majorité, le sort réservé aux animaux dans les élevages industriels ? Sans doute. Faut-il estimer que cette demande est portée par les nombreuses et diverses associations de défense de la cause animale ? C'est évident, et leur activité contribue en grande partie à l'évolution des attentes sociales quant au sort que l'on réserve aux animaux.

Ce que l'on qualifie de « demande sociale » s'explique en fait moins par les préférences des consommateurs que par l'expression, diverse, multiforme et plus ou moins informée, d'un malaise largement partagé. Un malaise que les individus ne traduisent pas nécessairement dans leurs comportements de consommateurs, mais qu'ils peuvent exprimer en tant que citoyens, parce qu'ils sont devenus réceptifs à la sensibilité des animaux. Capacité à ressentir (et exprimer) des états mentaux comme la douleur, la souffrance ou la satisfaction et le plaisir, la sensibilité est commune aux hommes et

aux animaux. La théorie de l'évolution, les neurosciences et l'éthologie ont mis en évidence une parenté phylogénétique, neurologique et comportementale des humains avec de nombreuses espèces animales (cf. chapitre 2). Il est donc probable que ce qui importe à ces animaux soit quelque peu semblable à ce qui importe aux humains. Or, nous considérons que notre sensibilité doit être moralement prise en considération. Il en est de même pour tous les êtres non humains dont nous avons de bonnes raisons de supposer qu'ils ont une sensibilité analogue.

On peut dire, *grosso modo*, que l'évolution des sciences cognitives et de l'éthologie tend à accorder aux animaux (particulièrement aux vertébrés, mais aussi à certains invertébrés comme les céphalopodes) des capacités cognitives, un registre d'états mentaux et donc un univers mental, bien plus riches que la seule supposition de l'être sensible (cf. chapitre 4). Or, cette évolution des conceptions est contemporaine d'une autre évolution : dans les pratiques des élevages, les animaux sont de nos jours de plus en plus traités comme s'ils étaient des machines à produire. Dans les pratiques scientifiques, ils sont très largement instrumentalisés comme des outils de laboratoire. S'interroger sur les capacités cognitives et les formes de conscience dont sont dotées diverses espèces animales s'inscrit ainsi nécessairement dans cette tension entre un « quelque chose à respecter » chez les animaux (qui tend à excéder la simple sensibilité) et un traitement pratique qui tend à respecter fort peu de chose, du moins selon les représentations que s'en font les citoyens. Se préoccuper d'appréhender les formes de conscience que manifestent les animaux appartenant à certaines espèces revient donc à franchir une nouvelle étape dans la reconnaissance de ce qu'il y aurait à respecter chez eux.

Considérations éthiques

L'INSISTANCE SUR LA SENSIBILITÉ a pour origine une théorie morale — l'utilitarisme — qui s'est construite à la charnière des XVIIIe et XIXe siècles. Bentham, qui en fut le premier théoricien en 1776, considère que la souffrance est un mal et le bonheur (ou plaisir) un bien. Chaque individu recherche ainsi le maximum de bonheur pour le minimum de souffrance, et le bien-être est l'état mental dont il a l'expérience quand il a obtenu ce qu'il poursuivait de la sorte : « Un spectateur impartial reconnaîtra aisément que le principe du plus grand bonheur pour le plus grand nombre est la mesure du juste et de l'injuste. » (Bentham, 1988).

Or, dès que l'on considère que le plaisir est un bien et la souffrance un mal, le champ de la considération morale est co-extensible à celui de la sensibilité. Il a fallu cependant attendre la fin du XXe siècle pour qu'un philosophe australien élargisse explicitement la théorie morale de l'utilitarisme aux animaux. C'est ainsi que Singer (1990) écrit : « Si un être souffre, il n'y a aucune justification morale qui permette de refuser de prendre en considération cette souffrance. Quelle que soit la nature d'un être, le principe d'égalité

exige que sa souffrance soit prise en compte de façon égale avec toute souffrance semblable — dans la mesure où des comparaisons approximatives sont possibles — de n'importe quel autre être. Si un être n'a pas la capacité de souffrir, ni de ressentir du plaisir ou du bonheur, alors il n'existe rien à prendre en compte. »

Les animaux méritent donc une égale considération morale si, et seulement si, ils sont sensibles. Il est par conséquent important de déterminer ceux qui le sont. S'il y a incertitude au sujet de certains d'entre eux, la position morale la plus sûre est de leur laisser le bénéfice du doute.

Parce que ce sont des êtres sensibles, les animaux peuvent pâtir de situations, de traitements brutaux ou de privations diverses : ils ont des intérêts en propre, dont celui de poursuivre leur vie dans des conditions satisfaisantes, qui ne se résument donc pas au simple fait d'être nourris ou de survivre. On reconnaît ainsi aux animaux des droits moraux, c'est-à-dire un périmètre protecteur, en raison de leur nature d'individus auxquels un tort peut être fait, et, par conséquent, des obligations corrélatives qui incombent aux humains.

Dans la continuité de ces réflexions, tout un courant associant des militants de la « cause animale » et des scientifiques s'est constitué dans la revendication d'un *animal welfare* accordant aux animaux qui sont sous la dépendance des hommes un droit au bien-être. La question se pose alors de la définition de ce bien-être. Suffit-il de leur éviter d'éprouver des émotions négatives (ne pas faire souffrir, ne pas stresser, ne pas mutiler) ? Faut-il élargir la définition du bien-être et se préoccuper de permettre aux animaux de bénéficier d'émotions positives ? Comment mettre en balance leurs états subjectifs, leurs désirs et préférences, et les indices de bien-être objectifs (santé, intégrité physique, etc.) ? Faut-il aussi prendre en compte leur nature propre ? L'idée, défendue en particulier par Nussbaum (2005), est que lorsqu'un animal possède un éventail de capacités d'épanouissement (« capabilités »), par-delà le simple évitement de la douleur, il est injuste de lui interdire de réaliser ces capacités. Le simple respect du bien-être est ainsi sujet à controverses.

La reconnaissance de droits moraux a traditionnellement été liée à la possibilité pour celui qui en bénéficie de les revendiquer et à des exigences de réciprocité entre droits et devoirs. Comment peut-on parler de droits lorsqu'il s'agit d'animaux, aussi incapables de revendiquer leurs droits que d'exercer quelque devoir ? Un certain nombre de philosophes ont cependant relevé le défi. Philosophe du droit, Feinberg (1974) pose ainsi que, pour qu'un individu ait des droits, il suffit qu'il ait des intérêts, et donc un bien propre. Ces intérêts peuvent être représentés par des tiers si l'individu en question est incapable de les revendiquer lui-même. Cela est vrai pour les humains dès lors qu'ils ne sont pas en mesure de revendiquer leurs droits. Cela est aussi vrai des animaux, qui ont des intérêts dans la mesure où ils ont des désirs, des intentions, des frustrations.

Si la sensibilité est considérée comme une raison nécessaire pour avoir des droits, certains auteurs ne trouvent pas qu'elle soit suffisante. Regan (1983) défend ainsi l'idée

que tous les êtres qui sont les « sujets d'une vie » (*subjects-of-a-life*) ont une égale « valeur inhérente », qui commande le respect, interdit de leur infliger des dommages et de les traiter comme de simples moyens. Envers ceux qui ne sont pas des « sujets d'une vie », il n'y a que des devoirs indirects (c'est-à-dire des devoirs envers nous-mêmes) à respecter. Les êtres susceptibles d'avoir cette « valeur inhérente » sont, bien entendu, des êtres sensibles, mais ils doivent, en outre, avoir une conscience d'eux-mêmes et l'inscrire dans une représentation du temps. Dans différents textes où il commente la *Déclaration universelle des droits de l'animal*, Chapouthier (1992) argumente — un argument qui se retrouve dans plusieurs de ses écrits (Chapouthier 2001) — que les animaux ayant des systèmes biologiques très divers et des aptitudes mentales particulières, il convient de distinguer de grandes catégories d'animaux selon leurs « aptitudes cognitives » et de leur accorder des droits spécifiques, d'autant plus étendus que ces aptitudes augmentent.

La question est alors de savoir quels animaux peuvent prétendre être les « sujets d'une vie » ? À vrai dire, Regan n'est pas très clair sur ce sujet et sa définition varie avec les besoins de la cause. Quant à Chapouthier, il ne fournit guère de précisions non plus au sujet des capacités cognitives et des structures mentales qui exigeraient des droits moraux excédant le simple droit au bien-être. Or, s'il est évident que l'on ne saurait traiter une éponge comme un chimpanzé, il importerait de distinguer quels animaux peuvent bénéficier de droits moraux plus ou moins étendus.

Plusieurs auteurs s'inscrivent en faux contre ces théories : n'admettant pas que les animaux puissent faire partie de la communauté morale, ils refusent de leur accorder des droits. Ils reprennent une argumentation d'inspiration kantienne. Seuls des êtres de raison peuvent avoir une « valeur intrinsèque » qui leur accorde des droits et impose de respecter leur vie, leur intégrité physique et morale et leur liberté. Les animaux sont donc dépourvus de « valeur intrinsèque », et n'ont qu'une « valeur instrumentale » (celle que les hommes leur accordent). Ils ne sauraient avoir des droits que l'on serait dans l'obligation morale de respecter. Mais, comme il s'agit d'êtres sensibles, nous avons le devoir (un devoir envers nous-même) de ne pas faire preuve de cruauté à leur égard en les faisant souffrir intentionnellement. Ce point de vue ouvre la voie à l'idée que, si les animaux ne sont pas des « sujets moraux », ils peuvent être des « patients moraux » et que les hommes ont le devoir de bien les traiter. Mais ce devoir de bientraitance ne spécifie pas ce qui distingue une attitude dégradante et cruelle d'un traitement empreint d'humanité. Ne risque-t-on pas alors de laisser cette distinction à l'appréciation subjective des individus ?

Cependant, la plupart des théories en éthique animale considèrent que les états mentaux dont les animaux sont capables sont des critères pertinents (nécessaires et/ou suffisants) pour avoir un statut moral. Certaines se concentrent sur la sensibilité, se référant à la capacité à éprouver des sensations et des émotions positives ou négatives. D'autres considèrent que des capacités cognitives, telles que la conscience de soi, la mémoire, la compréhension sociale ou l'aptitude à interpréter les intentions des

congénères sont moralement pertinentes pour leur accorder un statut moral supérieur à celui des êtres simplement sensibles. Celui-ci dépend, au moins en grande partie, de ce qui compte pour eux, de ce qui constitue leur bien-être, et donc leur vie mentale.

Les avancées scientifiques concernant les capacités cognitives de certains animaux et les formes de conscience que l'on en peut induire sont ainsi de nature à clarifier le débat entre les différentes théories morales.

Le contexte juridique

Des citoyens à titre individuel et l'ensemble des associations qui se consacrent à la protection des animaux peuvent légitimement revendiquer la traduction en droit positif des droits moraux dont ils estiment que tout être sensible devrait bénéficier. Mais passer d'une prétention justifiée à l'inscription de droits moraux dans le droit positif ne va pas de soi. Encore faut-il mettre en cohérence toutes les dispositions juridiques concernant les animaux, ce qui exige un travail législatif de longue haleine.

La reconnaissance légale des animaux comme êtres sensibles existe en droit français depuis la loi de protection de la nature (loi 76-629) du 10 juillet 1976. Elle disposait, en son article 9, que « tout animal étant un être sensible doit être placé par son propriétaire dans les conditions compatibles avec les impératifs biologiques de son espèce ». Cette prévision figure depuis dans le code rural (article L. 214-1). Trente-neuf années plus tard, un amendement à un projet de loi, dit « amendement Glavany » du nom de son signataire, a conduit à l'insertion d'une disposition similaire dans le code civil.

Cette suggestion de modification a suscité un long et vif débat, auquel ont participé des organisations non gouvernementales (ONG) et les parties prenantes des activités économiques concernées. Certains auteurs et acteurs proches des filières agricoles ont considéré que les réglementations actuelles étaient déjà largement suffisantes pour protéger les animaux et que le changement projeté aurait des conséquences dommageables sur l'élevage et sur les filières agroalimentaires. De leur côté, des associations de protection des animaux ont affirmé qu'une meilleure protection des animaux impliquait une modification majeure de notre mode de vie et de notre système juridique, ce qui passait par l'introduction d'une référence à la sensibilité animale dans le code civil, en raison de la place symbolique particulière occupée par ce recueil de textes.

À l'issue de ce débat, le Parlement français a introduit le 16 février 2015 (loi n° 2015-177) un nouvel article dans le code civil (article 515-14), qui stipule que « les animaux sont des êtres vivants doués de sensibilité. Sous réserve des lois qui les protègent, les animaux sont soumis au régime des biens ». En d'autres termes : la spécificité des animaux — en tant qu'êtres sensibles — est reconnue, mais ces derniers continuent d'être appropriables et se voient appliquer le droit des biens, sauf loi spéciale en

sens contraire. D'autres pays, dont l'Allemagne, le Luxembourg, la Suisse et le Brésil, avaient auparavant introduit dans leurs ordres juridiques respectifs des formules plus ou moins comparables.

Après les polémiques qui ont précédé le vote de la loi, le nouvel article du code civil a fait, à son tour, l'objet de discussions entre experts juristes. En effet, le sens et la portée du nouveau texte ne font pas consensus, et des interprétations pour le moins contrastées ont été proposées. Certains juristes, tel Malinvaud (2015), considèrent que cette inscription de la sensibilité animale dans le code civil est surtout symbolique et n'aura guère d'effets sur les droits qui seront accordés aux animaux. À l'inverse, Marguénaud (2015) estime que l'article 515-14 ouvre une nouvelle étape dans l'ordre juridique français vers la reconnaissance des animaux comme personnes juridiques. Dès lors que ceux-ci sont définis comme des êtres sensibles, il ne serait plus logique, ni moralement pertinent de les maintenir dans la catégorie des biens. On sera donc conduit, selon lui, à leur octroyer une personnalité juridique, dite de « pure technique juridique », qui ne soit ni calquée sur celle des personnes physiques, ni tout à fait identique à celle des personnes morales (les associations, les syndicats, les sociétés), puisque les animaux ne seraient assujettis à aucune obligation. Cette interprétation se situe dans le droit fil des positions antérieures de cet auteur (Marguénaud, 1998).

Nombre de lectures de la loi de 2015 sont d'ailleurs éclairées par les prises de position antérieures des auteurs. La plupart de ces thèses et des pistes d'évolution envisageables ont été résumées par Antoine (2005). Faire des animaux des personnes purement techniques sans aller au bout de la logique technique du droit civil, qui définit le sujet de droit comme un point d'imputation de droits et d'obligations, ne va pas sans difficultés (Desmoulin-Canselier, 2009). Une voie alternative serait, comme le propose aussi Loiseau (2006), de maintenir les animaux dans la catégorie des choses en valorisant et réorganisant la diversité des « choses juridiques ». Ceci pourrait passer par une plus grande place accordée aux classifications de « choses vivantes »/« non vivantes », de « choses sensibles »/« non sensibles », de « choses appropriables »/ choses qui ne le sont pas et sont « choses communes ». D'autres juristes proposent de se libérer de la *summa divisio* du droit romain (Farjat, 2002) et de créer une nouvelle catégorie : celle des êtres ayant des intérêts mais incapables de les revendiquer eux-mêmes (les animaux, les embryons, les générations futures, etc.). Enfin, une autre approche plus « naturaliste » s'appuie non sur la technique juridique, mais sur les sciences de la nature pour considérer que des droits devraient être accordés aux entités vivantes en fonction de leurs capacités cognitives et sensibles (Chapouthier, 2001). Cette thèse est contestée par Desmoulin-Canselier (2014), qui fait valoir que cette reconfiguration des catégories juridiques à partir des classifications naturalistes pourrait entraîner une sorte de soumission du droit à la vision scientifique du monde susceptible de menacer la cohérence du système juridique.

En tout état de cause, l'intensité des débats et l'importance des modifications suggérées par les uns ou par les autres montrent que cette question constitue un

chantier considérable. C'est pourquoi la décision légale de maintenir les animaux dans la catégorie des biens sous réserve des lois qui les protègent est perçue comme permettant une transition par ajustements successifs. À l'heure actuelle, la qualité d'être sensible est juridiquement reconnue aux animaux, et une protection procédurale leur est accordée : leurs intérêts propres peuvent être représentés dans des procès, selon des conditions que précise l'article 2-13 du code de procédure pénale. L'étape suivante pourrait consister à lever quelques difficultés conceptuelles avant d'aller plus avant dans la réorganisation des classifications juridiques. En intégrant une référence à la sensibilité animale dans le code civil, le législateur français a confirmé l'importance de cette notion, sans toutefois prendre soin de la définir. Dès lors, des questions se posent sur le sens à lui donner (que faire des animaux « non sensibles » ? Sont-ils juridiquement des « animaux » ? Comment tracer la frontière de la sensibilité ? Quels critères retenir ?) et sur les conséquences juridiques à en tirer. Les juges, interprètes principaux de la loi, auront leur mot à dire. En attendant, le débat est loin d'être clos.

En bref, dans la mesure où les résultats de l'expertise scientifique collective de l'Inra qui sont synthétisés dans les chapitres suivants seront susceptibles de susciter des élaborations théoriques concernant les droits moraux que l'on peut octroyer aux animaux et les droits qui leur seront juridiquement reconnus ; dans la mesure où ses conclusions seront immanquablement reprises par les protagonistes du débat social, nous avons eu conscience d'intervenir sur un sujet sensible.

2. La conscience dans le règne animal : perspectives historiques, épistémologie et définitions

Bertrand Deputte, Raphaël Larrère, Nicolas Delon, Jean-Luc Guichet

Que savons-nous des animaux ? Que savons-nous de leur univers mental ? Peut-on accéder à leur esprit, aux formes de conscience qui sont les leurs ? Ce sont là des questions cruciales pour tous ceux qui fréquentent des animaux et travaillent avec eux. De ce que nous savons dépendent en effet nos interactions avec eux, notre comportement à leur égard (et le leur envers nous) ainsi que notre jugement sur la façon dont ils sont traités.

Depuis l'Antiquité, les philosophes ont proposé des réponses contrastées à ces questions. Du XIXe siècle à nos jours, la réflexion sur ce que sont les animaux s'est enrichie d'apports scientifiques : théorie de l'évolution, éthologie, neurophysiologie et sciences cognitives. Nous nous proposons dans ce chapitre de brosser à grands traits quelques jalons sur l'évolution des conceptions de ce que sont les animaux et de leur univers mental, d'abord en philosophie puis en biologie. Ce rappel historique nous conduira à justifier la démarche suivie par l'expertise.

Philosophes et animaux : bref rappel historique

Considérations préliminaires

Depuis le XVIIe siècle, l'idée que les humains ont une intériorité qui les distingue des animaux, mais qu'ils n'ont rien d'exceptionnel par rapport aux autres organismes sur le plan biologique, est devenue dominante en Occident. C'est une ontologie dualiste que Descola (2005) qualifie de « naturalisme ». Ailleurs dans le monde, et même avant en Europe, on a identifié de tout autres continuités et discontinuités entre humains et non-humains. Par exemple, l'ontologie animiste (que l'on retrouve en Amazonie, en Amérique subantarctique, en Sibérie…) est l'exact inverse du naturalisme : humains et non-humains ont la même intériorité, mais chaque espèce de vivant a un corps spécifique.

Si nous étions Amérindiens et animistes, la question de la conscience animale ne se poserait pas pour nous. Nous considérerions que les non-humains que sont les

animaux ont un univers mental semblable au nôtre. Qu'ils ont des représentations, une intentionnalité, une réflexivité, des sentiments moraux… bref, une conscience. Par contre, nous reconnaîtrions que chaque espèce animale a un corps *sui generis*, des organes sensoriels et moteurs qui lui sont propres et donc des capacités de perception et de mouvement aussi spécifiques que le sont leurs besoins alimentaires. C'est ce qui les rendrait sans doute mystérieux ; nous ne pourrions pas saisir ce qu'ils pensent (à la première personne). Si bien que nous serions à la fois convaincus que la chauve-souris a les mêmes capacités mentales que les nôtres et que nous reprendrions à notre compte l'affirmation de Nagel (1974) que savoir ce que c'est d'être une chauve-souris nous sera à jamais inaccessible. Avec son sonar et ses ailes qui lui permettent de voler de nuit, comme avec la nécessité dans laquelle elle se trouve d'hiverner, la chauve-souris s'ouvre à un monde qui lui est propre et qui nous restera à jamais inconnu.

Mais voilà, nous sommes occidentaux, héritiers de la modernité et, de ce fait, convaincus que nous avons les mêmes processus physico-chimiques, le même type de fonctionnement des cellules et des organes que tous les êtres vivants, mais que nous avons un esprit qui est unique et nous est propre, alors que les animaux en sont dépourvus ou ne l'ont qu'à l'état d'ébauche. Dès qu'elle a adopté cette ontologie « naturaliste », la biologie a largement utilisé les recherches expérimentales sur les animaux pour comprendre notre propre physiologie, mais la philosophie s'est peu intéressée à ce qu'est l'animalité et s'est focalisée sur le « propre de l'homme », sur cet esprit qui nous distingue des non-humains.

L'animiste n'hésitera pas à interpréter ce que pensent les animaux avec lesquels il est en relation à partir de ses propres façons de penser, de ses propres désirs, par une sorte d'extension de la théorie de l'esprit qu'il pratique avec ses semblables. Cette façon d'appréhender ce que les bêtes ont dans la tête sera qualifiée d'anthropomorphique par le dualiste moderne et, de ce fait, stigmatisée comme méconnaissance. Chacun d'entre nous peut connaître ses perceptions, ses émotions, ses intentions et ses pensées ; nous pouvons tous saisir approximativement les perceptions, émotions, intentions et pensées de nos semblables parce que nous communiquons avec eux par le langage ; mais nous ignorons celles des différents animaux, même de ceux qui sont nos partenaires dans le travail ou dans la vie quotidienne. Les approcher par analogie avec les nôtres est donc voué à l'échec.

Pourtant, ce que certains scientifiques considèrent comme une « illusion anthropomorphique » est une façon courante d'interpréter les intentions des animaux, avec lesquels des hommes font en quelque sorte société. Or, cet anthropomorphisme a fourni la preuve, et depuis longtemps, d'une redoutable efficacité pratique. C'est grâce à cette tendance anthropomorphique (et en un sens animiste) du sens commun, à cette façon d'interpréter l'état mental et les intentions des animaux par analogie approximative avec les nôtres, par empathie et à l'issue d'une expérience faite d'essais et d'erreurs, que l'on a pu élever des animaux, vivre avec certains d'entre eux, en dresser quelques-uns et en chasser bien d'autres.

Cependant, s'il ne correspond pas à l'expérience de ceux qui vivent avec des animaux, qui les élèvent ou qui les chassent, le naturalisme a permis — et c'est son avantage — le développement des sciences. Les scientifiques qui se préoccupent du comportement des animaux, ou de leurs performances cognitives, partagent donc au plus haut point cette ontologie « naturaliste » et condamnent toute assertion qui pourrait projeter sur les non-humains les capacités qui sont le propre des hommes. Ce n'est pas un hasard si les auteurs des textes de notre bibliographie, lorsqu'ils entendent traiter de l'existence de formes de conscience chez divers animaux, s'appliquent à expliquer les comportements les plus complexes par les causes les plus simples, évitant d'introduire toute hypothèse qui serait inspirée par ce que l'on sait des capacités humaines. Mais c'est aussi pourquoi il est notable qu'en dépit de cette application du canon de Morgan — principe de rigueur scientifique qu'il définit ainsi en 1894 : « Nous ne devons en aucun cas interpréter une action animale comme relevant de l'exercice de facultés de haut niveau si celle-ci peut être interprétée comme relevant de l'exercice de facultés de niveau inférieur » — ils parviennent à postuler que différentes formes de conscience se retrouvent chez les espèces animales sur lesquelles ils ont expérimenté.

Qu'elles relèvent de l'éthologie, de la neurophysiologie ou des sciences cognitives, les connaissances actuelles, dont cette expertise collective propose une synthèse, montrent en effet que les animaux possèdent un large éventail de capacités cognitives associées à des comportements plus ou moins complexes. Les différentes formes de conscience chez les humains supposant des capacités cognitives distinctes que l'on retrouve chez certains animaux, on est en droit de postuler que ceux-ci éprouvent des expériences conscientes équivalentes aux nôtres, sans pour autant être forcément identiques.

De l'univers mental des animaux : bref rappel historique des conceptions philosophiques

La notion de conscience n'existe pas chez les philosophes grecs (on en date généralement l'apparition avec Augustin et la notion de *voluntas*). En dépit de toute l'œuvre qu'il a consacrée aux animaux, Aristote ne se demande donc pas s'ils ont une conscience, mais s'interroge sur leur « intelligence pratique », dont il voit pour preuve leur capacité de se souvenir des actions passées et d'en anticiper de nouvelles. Cependant, si des animaux sont dotés d'une certaine forme de « pensée pratique », la « pensée théorique » reste, selon lui, l'apanage des humains qui ont le *logos* en propre. Cette forme de pensée réflexive les distingue radicalement des « autres animaux ».

Platon, avec sa théorie de la métensomatose (c'est-à-dire de la transmigration d'une même âme à travers les corps différents d'hommes et d'animaux), pourrait être qualifié d'animiste : nous avons la même intériorité que les animaux, mais des corps différents.

À l'inverse, les stoïciens (Chrysippe de Soles, Sénèque) considèrent que l'absence de langage est signe d'une absence de pensée : les animaux n'ont pas de raison. Cet

argument sera repris par Descartes pour qualifier la différence entre les hommes et les animaux, qui n'ont qu'un corps animé.

Enfin, Plutarque est connu pour avoir accordé aux animaux une intelligence comparable (ce qui ne signifie pas identique) à celle des humains et a, pour ce faire, recueilli une série d'anecdotes concernant leurs comportements et leurs capacités. Il inaugura ainsi une tradition qui sera reprise et enrichie par Charron, puis par Montaigne. Tous deux entendent montrer à quel point il est surprenant de prétendre que les hommes sont moralement supérieurs aux bêtes, alors qu'ils commettent des turpitudes que celles-ci ignorent, et que la raison ne les guide pas mieux que ne le fait l'instinct des animaux.

Pour Descartes, le corps humain, comme le corps animal, et comme tous les corps, s'explique mécaniquement. Par contre, les humains possèdent un esprit qui leur est spécifique, ce qui introduit une discontinuité radicale avec les animaux, qui n'ont ni langage ni esprit. Posant ainsi la continuité des corps (mécaniques) entre les hommes et les animaux, et une discontinuité des intériorités, Descartes s'inscrivait dans le dualisme moderne. Mais son point de vue fut plus nuancé que celui de la « théorie de l'animal-machine » qui lui fut attribuée par la suite. S'il tient à l'hypothèse que les animaux ne sont que des corps sans pensée, c'est parce que rien ne lui a permis de savoir par le seul examen de leur comportement qu'ils ont une pensée réflexive et conscience d'eux-mêmes. C'est pour des raisons méthodologiques qu'il compare les corps animaux (seraient-ils humains) à des machines. Enfin, à Henry More qui lui avait reproché de ne voir dans les animaux que des « machines insensibles », il répondit qu'il n'avait rien fait de tel et ne « refusait même pas la sensibilité » à l'animal. Le dogmatisme ayant toujours été l'affaire des disciples, ce sont les cartésiens, et non Descartes, qui, de l'analogie entre un animal et une machine, firent une identité.

C'est enfin Malebranche qui, le premier et pour des raisons théologiques, a nié toute sensibilité aux animaux et les a assimilés à des automates : « Ainsi dans les animaux il n'y a ni intelligence ni âme, comme on l'entend ordinairement. Ils mangent sans plaisir, ils crient sans douleur, ils croissent sans le savoir : ils ne désirent rien, ils ne craignent rien, ils ne connaissent rien. »

Au XVIIIe siècle, la critique philosophique de la comparaison de l'animal à une machine remet en cause la séparation tranchée entre instinct et raison, et insiste sur la sensibilité, qui est commune aux hommes et aux animaux. Le développement, à partir de Locke, d'une philosophie qui fait procéder toute connaissance de la sensation y conduit : dans son *Traité des animaux*, Condillac (Bonnot de, 1755) montre que les hommes et les animaux partagent une même faculté de sentir, si bien qu'entre la sensation animale et l'entendement humain, la différence est de degré, non de nature.

Rousseau (1755), dans le *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes*, insiste sur l'origine animale de l'homme : « En le considérant tel qu'il a dû sortir des mains de la nature, je vois un animal », un animal parmi les autres, et qui coexiste avec eux. Mais ce bipède omnivore a compensé son manque d'instinct

(éclectique, il adopte celui des bêtes) par la perfectibilité, et cela lui permet d'être libre. La différence entre l'homme et l'animal n'est donc pas à rechercher dans l'entendement mais dans la liberté. Rousseau suit ainsi l'argumentation de Condillac lorsque ce dernier affirme la continuité entre la sensation et l'entendement. Mais il ajoute la sensibilité comme aptitude commune aux hommes et aux animaux ; une sensibilité qui suppose des émotions et des sentiments moraux (comme la pitié que les hommes et les animaux ont en partage). Dans le même *Discours*, Rousseau en tire les conséquences éthiques : « Il semble en effet que si je suis obligé de ne faire aucun mal à mon semblable, c'est moins parce qu'il est un être raisonnable que parce qu'il est un être sensible ; qualité qui, étant commune à la bête et à l'homme, doit au moins donner à l'une le droit de n'être pas maltraitée inutilement par l'autre. »

La « théorie de l'animal-machine » a aussi rencontré une vive réaction au nom du sens commun ou du savoir pratique : c'est ce que fit Leroy (1802), ardant défenseur de la sensibilité des animaux. Mais ce n'est pas en tant qu'ami de Condillac qu'il « réfute Monsieur de Buffon sur l'automatisme des bêtes », et qu'il conteste l'analogie entre les animaux et les machines, c'est en tant que chasseur, lieutenant des chasses royales de Versailles et de Marly, qu'il rédige les *Lettres sur les animaux*, dont il reprend l'essentiel dans un article destiné à l'*Encyclopédie méthodique*. Dans ce dernier texte, d'abord intitulé *Instinct des animaux*, il interprète le comportement des animaux qu'il a eu tout loisir d'observer et insiste sur leur « intelligence » et leur « perfectibilité » (contredisant sur ce point Rousseau, qui faisait de la perfectibilité le propre de l'homme).

Peut-on induire de la sensibilité animale (qui fait consensus à la fin du XVIIIe siècle) une continuité entre l'espèce humaine et les autres espèces animales ? Pas nécessairement. Si Condillac en tire argument qu'il n'y a qu'une simple différence de degré entre l'esprit des animaux et celui des humains, tout en reconnaissant la sensibilité de ces animaux qui « ont le sentiment », Buffon dans son *Discours sur la nature des animaux* tient à affirmer une différence de nature. C'est dans un tel contexte que le développement des théories scientifiques à partir du XIXe siècle va inviter à réexaminer ce que l'on peut avancer sur l'univers mental des animaux.

La suite de ce chapitre présente les jalons principaux de ces apports des sciences biologiques. Qu'il nous soit permis auparavant d'évoquer succinctement l'évolution des réflexions philosophiques depuis le tournant du siècle.

Les philosophes au XIXe siècle, quand ils se préoccupent des animaux, s'ingénient à déterminer ce qui, au-delà de la sensibilité qui leur est commune, les distingue des humains (la parole, la conscience, le raisonnement, la symbolisation, la culture, la liberté, la politique, la morale, la religion, etc.). Cette affirmation du « propre de l'homme » permet à la plupart des philosophes de négliger de s'intéresser aux animaux pour eux-mêmes, à leur univers mental et à la façon dont ils entrent en rapport avec leur environnement. En témoigne par exemple ce qu'écrit Marx (1845) dans les *Thèses sur Feuerbach* : « On peut distinguer les hommes des animaux par la conscience, par la religion et par tout

ce que l'on voudra. Eux-mêmes commencent à se distinguer des animaux dès qu'ils commencent à produire leurs moyens d'existence. » L'animal vit et s'adapte au monde alors que l'homme, par le travail, construit son monde ; en vertu de quoi, Marx, comme ses contemporains, ne se soucierait plus que des humains en société.

Tout en affirmant qu'il y a un fossé entre les humains et les animaux non humains mais reconnaissant en eux des êtres sensibles, cette tradition philosophique (qualifiée d'« humaniste ») est encore largement représentée par des auteurs contemporains comme Luc Ferry.

Néanmoins, trois orientations philosophiques se sont développées dans le cours du XXe siècle et se sont, directement ou indirectement, préoccupées de ce que sont les animaux (et pas seulement de ce qui nous distingue d'eux). Il s'agit de l'éthique, avec le développement des « éthiques animales » qui ont été présentées au chapitre précédent, mais aussi de la phénoménologie et du cognitivisme.

Les « existentialistes » (Lévinas, Henry ou Sartre) distinguent certes l'existant (l'humain) du simplement vivant (les animaux et les végétaux). Bien évidemment, seul l'existant mérite leur attention. Mais une autre tradition phénoménologique, issue des travaux d'Husserl sur l'expérience vécue, considère à l'inverse que l'on peut parler d'existence au sujet des animaux. On peut trouver ses prémisses dans les travaux d'éthologie en 1934 de von Uexküll (1965), pour qui tout animal, de quelque espèce qu'il soit, « a un monde, un monde d'objets signifiants pour lui et pour lui seul ». Le comportement d'un animal est un rapport dialectique — qui n'est donc jamais donné d'avance — entre lui et le monde propre à son espèce. Comme l'animal perçoit et agit, ce monde propre est composé d'un monde de la perception et d'un monde de l'action. Cette investigation de ce que peuvent être les mondes animaux a offert de nouvelles pistes à l'éthologie.

En philosophie, et en dépit de Heidegger — qui affirma que les animaux sont « pauvres en monde » —, les travaux de von Uexküll ont ouvert la voie à toute une série de développements, parmi lesquels on peut citer Merleau-Ponty (1995), Derrida (2006) ou Burgat (2011).

Pour les cognitivistes, l'étude des réseaux de neurones, l'analogie entre le fonctionnement du cerveau et celui de l'ordinateur, invitent à appréhender le comportement de l'animal comme le traitement, plus ou moins complexe, d'informations stockées dans ses structures neuronales et de celles qui lui parviennent de son environnement par le truchement de ses organes sensoriels. Parmi les philosophes qui ont tenté d'appliquer les sciences cognitives aux animaux, et dont certains seront évoqués dans la suite de ce chapitre, on peut signaler Proust (1997 ; 2003), dont le projet est de savoir si l'on peut trouver dans le règne animal non humain « les conditions minimales pour que l'on puisse parler d'activité mentale, de représentation, d'intentionnalité ». À l'issue d'une prudente et longue enquête, elle est en mesure de répondre par l'affirmative. Plus encore, si certains animaux sont capables de concevoir un monde objectif et

de planifier leurs actions ou de régler leur comportement sur les propriétés qu'ils attribuent à cet état du monde objectif, alors, ils ont un point de vue subjectif sur le monde. Un point de vue que l'on doit pouvoir appréhender expérimentalement. C'est sur l'hypothèse d'une subjectivité animale et des travaux de primatologues que Lestel (2001) fonde celle d'une possible existence de « cultures » chez les animaux sociaux.

La conscience dans les sciences biologiques : perspective historique, de Lamarck à Griffin

Par rapport aux naturalistes du XVIIIe siècle, la zoologie a pris avec Lamarck un tournant définitif et fondamental : elle abandonne l'idée « fixiste » selon laquelle les espèces ont été créées une fois pour toutes, au profit du transformisme, c'est-à-dire d'une théorie de l'évolution progressive des espèces par filiations divergentes au cours des temps géologiques. Des espèces les plus simples aux plus complexes, il y a, selon Lamarck, une continuité de structures anatomiques et d'organisations physiologiques. Tout en affirmant cette continuité, il établit une « classification comportementale » des espèces animales selon un gradient de complexité. Quelle que soit l'espèce considérée, tout comportement d'un animal est initié par une « irritabilité ». Les animaux qui ne se meuvent pas sont qualifiés « d'apathiques » : bien « qu'irritables », ils n'ont pas les sensations que ressentent ceux qui possèdent un système nerveux et sont capables de se mouvoir. Mais, bien qu'ils soient « sensibles », les animaux capables de se mouvoir ne sont pas nécessairement conscients de ce qu'ils font. En leur sein, Lamarck distingue en effet les espèces les « plus parfaites », celles qui possèdent le « sentiment intime » de leur existence et « peuvent concevoir des idées claires, les comparer et les combiner ». Il s'agit selon lui de tous les vertébrés — des poissons aux mammifères. Entre les espèces du monde animal, la continuité est donc aussi bien mentale qu'anatomique.

Darwin s'inscrit dans la continuité de Lamarck en ce qui concerne l'évolution graduelle entre les espèces, qui porte aussi bien sur les « instincts » que sur les structures anatomiques. Mais, comme le fit aussi Wallace, il formule le concept de sélection naturelle en tant que processus fondamental de l'évolution. Tout en affirmant une continuité entre les espèces, Darwin considère qu'il existe de grandes différences dans le « pouvoir mental » entre les humains et tous les autres animaux : « L'intervalle entre le pouvoir mental des humains et celui des singes anthropoïdes est beaucoup plus petit qu'entre celui des anthropoïdes et celui des poissons. Cependant, cet intervalle est malgré tout immense et représente une barrière infranchissable. » Le comportement des animaux les plus « primitifs » ne suppose aucune « intelligence consciente » : la sélection naturelle a simplement favorisé certaines variantes de structure de leurs organes mentaux particulièrement adaptées à leur milieu de vie, si bien qu'ils adoptent automatiquement le comportement adapté aux contraintes et aux

perturbations de leur environnement. Au contraire, les comportements des animaux supérieurs reposent sur « la mémoire des événements passés, la prévision, la raison et l'imagination ». Les émotions sont communes à toutes les espèces, des plus simples au plus évoluées. Darwin s'est même appliqué, dans un ouvrage tardif (*L'expression des émotions chez l'homme et les animaux*, 1872), à expliquer comment l'expression des émotions résulte d'un processus évolutif. Mais, bien que les humains et les primates non humains possèdent les mêmes capacités d'imitation, d'attention, de mémoire, d'imagination et de raisonnement, ils diffèrent par un degré de développement de ces capacités. Selon Darwin, ce qui différencie les humains est leur capacité de « sens moral ou conscience ». Il considère néanmoins que la conscience, qu'il assimile ainsi au sens moral, serait une capacité commune aux espèces sociales, pour lesquelles les interactions entre individus impliquent que « les images de toutes les actions passées et les motivations passent sans cesse dans le cerveau de chaque individu ». Chez ces espèces sociales, la sélection naturelle a favorisé l'émergence, puis la stabilisation, de règles de comportement qui sont à l'origine des comportements et des sentiments moraux (altruisme, respect des autres membres de la communauté et de la communauté en tant que telle).

Les capacités mentales des humains et celles des autres vertébrés supérieurs sont certes très différentes, mais il s'agit d'une différence de degré, pas d'une différence de nature. Ainsi, il n'y a aucune raison de placer les humains dans « un ordre différent ». Darwin reconnaît enfin que, pour toute espèce, si certains comportements et expressions sont contrôlés par la « conscience et la volonté », d'autres peuvent être « inconscients », et ceci même chez les vertébrés dits « supérieurs » — dont les humains.

Contemporain de Darwin, Romanes (1887) est l'auteur, à la fin du XIXe siècle, d'un livre au titre explicite : *L'intelligence des animaux*, qui n'est pas sans rappeler celui de Leroy (1802). S'il s'inscrit dans la tradition des anecdotes, Romanes situe sa revue des comportements d'un vaste nombre d'espèces dans la perspective darwinienne d'une continuité des « instincts ». Toutefois, cette continuité inclut une hiérarchisation des niveaux d'intelligence. Il s'agit d'un gradient du contrôle des comportements. Le réflexe n'implique aucune intervention mentale, alors que l'« instinct implique une activité mentale [...], l'instinct devient raison par degrés imperceptibles [...], l'instinct est une action réflexe dans laquelle est instillé un élément de conscience ». Si les humains possèdent la raison, Romanes souligne que, même chez eux, des comportements qui semblent être intentionnels peuvent être exprimés sans intervention de la conscience. Il note enfin que les humains ne peuvent qu'inférer « l'existence et la nature des pensées et des sentiments à partir des activités des organismes [non humains] » étant donné qu'ils ne peuvent pas communiquer avec eux.

Un autre contemporain de Darwin, Morgan, rappelle, comme Romanes, que, si les humains peuvent facilement inférer que leurs congénères ont les mêmes états de conscience que les leurs, du fait de la similarité de leur esprit, ils ne peuvent le faire avec autant d'aisance pour d'autres animaux qui ne partagent pas leurs états

mentaux et qui ne peuvent pas les exprimer par le langage. Le recours systématique aux anecdotes, qui caractérise la « méthode » de Romanes, peut sans doute convenir à ceux qui s'occupent d'animaux. Mais il ne permet pas de comparer les états psychiques des humains et des autres animaux. Morgan (1894) fait de la conscience le thème central de son livre. Il situe clairement le siège de la conscience « dans le cerveau de l'homme et des mammifères, ou du moins dans certaines parties de ce cerveau ». Acceptant la théorie de l'évolution, il considère que la conscience est une propriété universelle des systèmes nerveux. Toutefois, son rôle en tant que mécanisme contrôlant le comportement et les choix des individus varie largement en fonction des espèces. Morgan distingue alors :
– les « réflexes » (qu'il qualifie de « simple *sentience* »), où la conscience est « un simple spectateur » ;
– « l'expérience des sens » (qu'il nomme aussi « *consentience* »), où la conscience s'exprime à travers des processus d'apprentissage par essais et erreurs ;
– les processus « vraiment conscients », qu'il qualifie de réflexion, permettent la perception des relations de cause à effet et d'autres types de relations entre les objets de l'environnement que les animaux concernés sont capables de se représenter.

Enfin, le raisonnement représente la capacité d'avoir une pensée conceptuelle. L'existence de ce dernier stade est selon Morgan très peu probable chez les espèces non humaines. Pour appréhender les différents degrés de conscience dans le règne animal, Morgan préconise une démarche expérimentale. C'est pour interpréter les résultats des expériences qu'il formule le « canon » dont nous avons parlé au début du chapitre et qui inspire encore de nos jours les recherches en psychologie expérimentale et en éthologie.

Plus récemment, un éthologiste américain, Griffin, étudiant les comportements d'animaux — et en particulier leurs comportements d'orientation —, a été impressionné par la considérable complexité de ces comportements et leurs valeurs adaptatives. Se plaçant lui aussi dans une perspective évolutionniste, il constate que les progrès réalisés en éthologie l'ont été dans les domaines du comportement social, de la reconnaissance individuelle, de l'altruisme, des horloges et rythmes biologiques et de la navigation. Ont néanmoins été laissées de côté des questions fondamentales. Ainsi les expériences mentales, les représentations mentales et l'intention ont été plus ou moins éludées. Les images mentales qui contrôlent l'expression comportementale constituent pour Griffin (1976) une définition provisionnelle de la conscience, sous bénéfice d'inventaire. Il conteste l'argument souvent avancé selon lequel il convient de nier l'existence d'expériences mentales aux animaux parce qu'on ne peut en montrer la réalité. En effet, l'absence de démonstration des expériences mentales s'applique aussi à *Homo sapiens*. Si, comme le soulignait déjà Morgan, chaque humain peut faire l'expérience de sa propre conscience, il ne peut qu'inférer une telle capacité chez ses congénères. C'est donc en fait un argument pour *ne pas* nier aux animaux le fait d'avoir une conscience. Puisqu'il ne fait aucun doute que la conscience relève de mécanismes neurophysiologiques et

qu'il existe une continuité évolutive de ces processus au sein du règne animal, il devient difficile d'évoquer une différence de nature entre la conscience des humains et celle des animaux non humains. Cependant, si, comme Griffin le propose, on accorde une conscience aux humains et aux autres animaux, « il n'est absolument pas nécessaire de faire l'hypothèse que les expériences mentales soient totalement similaires, dans les mêmes circonstances, entre les humains et les animaux non humains ».

La communication animale est l'un des domaines où refuser que les animaux puissent avoir des expériences mentales devient un acte de foi. Griffin suggère que c'est au sein des processus de communication — qui impliquent dialogues et négociations — qu'il convient d'explorer les comportements intentionnels et les processus qui seraient contrôlés par la conscience.

En fait, les suggestions de Griffin sont une extension de celles de Morgan, avec, du fait des progrès de la science, un accent mis sur les processus neurophysiologiques pour mieux objectiver les aspects matériels de la conscience chez les humains et les autres animaux.

Considérations théoriques contemporaines

La question de l'existence de formes de conscience chez les animaux a été soulevée aussi bien par des réflexions philosophiques que par l'évolution du savoir scientifique sur l'univers mental et les compétences des animaux. Qu'ils soient scientifiques ou philosophes, ceux qui se sont préoccupés de l'esprit des animaux — humains ou non humains — ont rompu avec le dualisme cartésien. Ils ont adopté une attitude matérialiste et postulé que les expériences conscientes résultent de processus cérébraux en relation avec la structure neuronale du système nerveux (Damasio, 2006 ; Dennett, 1991). Mais les recherches sur la conscience, sur ses formes (conscience d'accès, conscience phénoménale, conscience de soi…), sur les capacités cognitives et émotionnelles requises et leurs corrélats neuronaux ont porté prioritairement sur les humains. Nous nous sommes proposés d'examiner si l'on retrouve chez certains animaux des capacités cognitives et émotionnelles qui sont associées à différentes formes de conscience chez les humains et, si possible, de savoir si les animaux en question sont équipés de structures neuronales et manifestent des activités cérébrales qui sont impliquées dans les processus conscients chez les hommes.

Les travaux consacrés à la conscience distinguent en premier lieu le niveau et le contenu de la conscience. Le niveau de conscience d'un individu dépend de son état de vigilance. Le niveau fait ainsi référence au sens courant selon lequel être conscient c'est être éveillé, par contraste avec le sommeil ou le coma.

Le contenu de la conscience désigne la perception consciente d'informations sensorielles internes ou externes. Un individu conscient a la capacité de réagir à des

stimulus de l'environnement qu'il perçoit, ce qui correspond à une autre utilisation commune du terme de conscience lorsque l'on dit que l'individu en question a pris conscience de la situation à laquelle il est confronté. Mais est aussi, et *a fortiori,* conscient, l'individu capable de s'interroger sur ce qu'il pense et ce qu'il sait.

Niveaux et contenus ne sont pas indépendants : les contenus riches de la conscience sont généralement observés au cours de l'éveil, à l'exception des rêves et de troubles neurologiques particuliers.

La plupart des chercheurs du corpus bibliographique examiné se préoccupent du contenu de la conscience. Ils s'emploient à la définir, mais aussi à comprendre ce qui la rend possible et comment elle contribue au comportement de l'individu.

Nous avons été confrontés à une grande diversité de définitions de la conscience. Après les avoir examinées, nous sommes convenus de retenir la suivante : la conscience est une expérience subjective qu'un individu — humain ou non humain — a de son environnement — naturel et social —, de son propre corps et de ses propres connaissances.

Les travaux qui concernent la conscience en distinguent différentes figures — ou différentes formes. Block (1995) différencie ainsi « conscience d'accès » et « conscience phénoménale ». La conscience d'accès est celle qui permet de traiter les informations sur l'état du monde auquel l'individu est confronté et de choisir l'action appropriée. La conscience phénoménale représente l'aspect subjectif de la conscience, c'est-à-dire l'expérience subjective que le « je » a de ses émotions, de ses pensées et du monde qui entoure son propre corps. Enfin, de nombreux autres auteurs se sont employés à l'étude d'une autre forme de conscience, qui est la conscience de soi.

La conscience d'accès

La notion de conscience d'accès fait référence aux représentations mentales accessibles et utilisables soit dans le contrôle rationnel des actions motrices, soit pour être exprimées oralement. La conscience d'accès suppose un certain nombre de capacités cognitives. Les individus qui en sont dotés sont capables de se représenter le monde et les événements qui s'y produisent comme extérieurs à eux-mêmes ; ils choisissent en conséquence l'action adaptée à leur situation en mobilisant les souvenirs qu'ils ont de leurs expériences passées ; enfin, ils sont en mesure de la modifier s'il s'avère que leur interprétation de l'état du monde est erronée. Ce sens fonctionnel de la conscience se focalise sur la question de savoir si le sujet peut accéder aux informations que lui fournissent ses organes sensoriels, afin de les traiter et d'agir en conséquence. Les humains disposent des capacités cognitives requises pour la conscience d'accès. Block pense que de nombreux animaux possèdent aussi une conscience d'accès, dans la mesure où elle ne requiert pas le langage, et où ils disposent des aptitudes cognitives nécessaires à la manifestation d'une telle conscience.

La conscience phénoménale

On parle de conscience phénoménale pour désigner les aspects qualitatifs et subjectifs des expériences conscientes. Si la conscience phénoménale requiert que l'individu ait des émotions, elle est plus qu'une simple expérience subjective. Les individus, quelle que soit l'espèce à laquelle ils appartiennent, peuvent être sensibles et avoir l'expérience de la douleur ou du plaisir sans être forcément conscients. À l'inverse, les êtres conscients sont nécessairement des êtres sensibles. C'est, selon DeGrazia (1996), ce qui distingue la douleur de la souffrance, si la douleur est « une expérience sensorielle désagréable et aversive typiquement associée à une atteinte réelle ou potentielle des tissus », il définit souffrir comme « un état émotionnel particulièrement désagréable associé à une [...] détresse ».

Nagel (1974) accorde à tout être sensible une expérience subjective. Il ne met donc pas en cause le fait que les individus de beaucoup d'espèces animales sont conscients. Que les animaux soient conscients d'une manière ou d'une autre est une chose ; autre chose est de comprendre ce qu'est leur expérience subjective. Si nous pouvons donc étudier leur conscience d'accès et leur supposer une conscience phénoménale, nous ne saurons jamais, selon Nagel, qui prend l'exemple de la chauve-souris, l'effet que cela fait d'être tel ou tel animal.

Bien que chacun puisse faire l'expérience de ses propres états conscients, on ne peut accéder à ceux des autres. Comme les humains sont homologues en termes de physiologie et de comportements, ils peuvent comparer aux leurs les descriptions détaillées que, par introspection, d'autres humains font de leurs expériences subjectives. Cela leur permet de faire des analogies entre leurs comportements respectifs pour en tirer des inférences sur leur conscience phénoménale. Sans langue commune avec les animaux, nous en sommes réduits à procéder par des analogies fondées sur leurs comportements ou sur leur structure neuronale et leur phylogénie, ce qui n'est certes pas un argument définitif.

La conscience de soi

On considère qu'un être n'a conscience de lui-même que lorsqu'il est capable de se représenter ses propres états mentaux et de distinguer les objets de son environnement de la façon dont il se les représente. En ce sens, la conscience de soi suppose une certaine capacité d'objectivation qui est aussi un prérequis de la conscience d'accès. De nombreux auteurs associent cette capacité à la possession d'une « théorie de l'esprit » — c'est-à-dire à l'aptitude d'attribuer des états mentaux (des émotions, des désirs, des intentions ou des pensées) aux autres et de les comparer aux siennes.

DeGrazia (2009) distingue trois formes de conscience de soi : corporelle, introspective et sociale :
– *la conscience de son corps* est une « conscience de son propre corps comme quelque

chose de différent du reste de l'environnement, étant directement associé à certaines sensations et sujet à un contrôle direct par soi ». L'ensemble des êtres possédant cette « conscience du corps » comprend toutes les espèces sensibles ou celles qui ont la capacité de ressentir de la douleur, du plaisir, des désirs, des intentions et des émotions comme la peur ;
– *la conscience introspective* est « la conscience d'une partie au moins de ses propres états mentaux comme les sentiments, les désirs et les croyances » ;
– *la conscience du soi social* est une « conscience de soi comme élément d'un groupe social avec différentes attentes liées à certaines positions sociales ». Elle serait plus présente chez les espèces au comportement social développé.

Damasio (2010) définit la conscience comme « un état de l'esprit au sein duquel il y a la connaissance de sa propre existence et de l'existence de son environnement ». Il en distingue alors trois processus plus ou moins élaborés :
– le premier permet l'établissement d'un *proto-soi*, qui n'est pas le soi, mais un état préconscient impliquant un ensemble cohérent de circuits neuronaux qui décrivent des aspects relativement stables du corps et représentent l'état interne de l'organisme. Ce processus génère ainsi des sensations spontanées du corps vivant, de sa structure physique et de ses éventuels dysfonctionnements. Il contribue à maintenir l'homéostasie du corps, c'est-à-dire son aptitude à revenir à un état normal après un choc ou un stress ;
– un processus plus complexe aboutit au *soi central*, qui permet de se situer dans son milieu. Il est associé à la faculté de connaître les qualités d'un objet en particulier et de focaliser son attention sur lui. Ces processus conduisent à l'engagement du corps relativement à l'objet qui est ainsi distingué. La connexion des circuits neuronaux impliqués dans le proto-soi avec ceux qui traitent les perceptions permet la connaissance et la sensation de la prégnance de l'objet ;
– le processus conscient le plus élaboré permet le *soi autobiographique*, celui qui nous procure notre sensation de personne et d'identité. Il se construit à partir du proto-soi et du soi central et requiert aussi de la mémoire et la capacité de voyager dans le temps. Il permet d'évoluer au-delà de *l'ici et maintenant* et peut faire entrer en jeu les aires cérébrales du langage.

Damasio considère ainsi que la focalisation sur certains objets ou événements contribue à la construction d'une expérience consciente durable. D'après le philosophe Metzinger (2009), cette focalisation attentionnelle joue de même un rôle central dans la conscience : « Par essence, la conscience est l'espace d'une opération attentionnelle : l'information consciente est exactement cet ensemble d'informations actuellement actif dans nos cerveaux vers lequel nous pouvons délibérément diriger une attention d'un niveau supérieur [...] ».

Dennet (1991) s'y réfère aussi indirectement quand il mentionne que la conscience permet à l'individu d'identifier les choses qui sont importantes pour lui. On a conscience quand on se rend compte des choses auxquelles on est exposé, de leur qualité et du

lieu où cela se produit. L'attention que l'on y porte est l'ultime arbitre qui nous permet de décider quelles choses ont de l'importance.

Ces formes de conscience peuvent exiger certaines capacités cognitives ou émotionnelles communes, mais elles sont distinctes. Elles remplissent des fonctions différentes dans la vie mentale des organismes qui en sont dotés et dans la façon dont ils régulent leur comportement. Comme elles sont différentes, il ne serait donc pas surprenant que certaines espèces ne possèdent pas toutes ces formes de conscience ou toutes aux mêmes degrés de complexité.

Formes de conscience dans le règne animal

La littérature qui concerne les aptitudes cognitives, les émotions et les comportements des animaux, ainsi que leur psychologie et leur physiologie neuronale, aborde rarement la notion de conscience. Tout se passe comme si les scientifiques évitaient prudemment l'hypothèse de l'existence d'une forme de conscience chez les animaux qu'ils étudient, alors même que leurs travaux débouchent sur la constatation que ces mêmes animaux possèdent certaines aptitudes cognitives que l'on sait nécessaires à l'émergence de ces formes de conscience chez les humains. Néanmoins, certains auteurs de la bibliographie examinée traitent explicitement de l'existence de processus conscients chez les animaux. Si la plupart d'entre eux leur accordent qu'ils disposent des capacités requises, leurs avis divergent sur les formes de conscience dont ils disposent et sur leur degré de complexité.

Pour Damasio et Meyer (2009), le langage n'est pas un prérequis : « La conscience apparaît quand le cerveau engendre un rapport non verbal de la manière avec laquelle les représentations de l'organisme sont modifiées par le traitement de la façon dont il perçoit cet objet et quand ce processus accentue l'image de l'objet en cause, le plaçant de manière saillante dans un contexte spatial et temporel. » Ainsi la conscience apparaît-elle avant les traitements d'ordre supérieur et donc potentiellement avant la capacité de verbaliser. Il est certain que les cerveaux humains en capacité de le faire peuvent traiter l'information selon un degré d'intégration supérieur à ce dont sont capables les cerveaux des espèces non humaines. De ce fait, les cerveaux humains sont à même de mieux utiliser l'information intégrée dans les traitements cognitifs ou mnésiques pour élaborer leur représentation du monde et décider de la manière dont ils doivent agir. Néanmoins, Damasio (2010) indique que de nombreux aspects fondamentaux de la conscience peuvent être construits par les cerveaux des animaux : « La plupart des espèces dont les cerveaux génèrent des soi, le font au niveau du soi central. Les humains ont à la fois un soi central et un soi autobiographique. Un certain nombre de mammifères ont vraisemblablement aussi ces deux formes de soi, comme les loups, nos cousins anthropoïdes, des mammifères marins, des éléphants, des chats et bien sûr cette espèce si particulière que l'on appelle le chien domestique. »

Dans son livre programmatique, Dretske (1995) développe la théorie des « représentations de premier ordre », qui sera reprise par de nombreux cognitivistes.

Elle permet d'attribuer des formes de conscience aux animaux dès qu'ils disposent des capacités à former des représentations d'eux-mêmes et de ce qui les environne et qu'ils sont aptes à évaluer la qualité de leur croyance quant à l'état du monde tel qu'ils se le représentent. Donc dès que l'on peut leur attribuer une conscience d'accès. Or, selon Dretske, la conscience phénoménale est inséparable de la capacité à percevoir et à répondre à des caractéristiques de l'environnement : elle n'en est que l'aspect subjectif et émotionnel.

À l'inverse pour Carruthers (2000), il n'y a de conscience d'ordre supérieur que chez les humains. Il développe une théorie d'une « pensée d'ordre supérieur » selon laquelle la conscience phénoménale requiert la capacité de penser ses propres pensées, d'avoir conscience de ses états mentaux et de ses intentions. Cette capacité exige donc que l'individu dispose d'une « théorie de l'esprit ». Dans la mesure où nous ne disposons pas de preuve que les animaux non humains ont une théorie de l'esprit — à l'exception peut-être, reconnaît-il, des chimpanzés —, Carruthers estime que peu d'espèces animales sont conscientes selon la définition qu'il propose — même s'il leur reconnaît d'autres aptitudes cognitives, y compris conceptuelles. Il ne prend ainsi pas en compte des cas de tromperie étudiés chez d'autres espèces que les chimpanzés, alors que tromper ses congénères suppose que l'on soit à même de saisir leurs intentions afin de tenter de les modifier dans un sens convenant mieux à ses propres désirs.

Conclusion

Les investigations sur la conscience, sur ses formes (conscience d'accès, conscience phénoménale, conscience de soi…), sur les capacités cognitives et émotionnelles requises et sur leurs corrélats neuronaux ont porté prioritairement sur les humains. Dans l'expertise scientifique collective de l'Inra, nous nous étions proposés d'examiner si l'on retrouve chez des animaux des capacités cognitives et émotionnelles qui sont associées à différentes formes de conscience chez les humains et, si possible, de savoir si les animaux en question sont équipés de structures neuronales et manifestent des activités cérébrales qui sont impliquées dans les processus conscients chez les hommes. Il a été alors proposé que si l'on retrouve chez un animal les aptitudes cognitives qui sont indispensables à l'expression d'une forme de conscience chez les humains, alors on est en droit de considérer qu'il en est doté. Précisons : il ne s'agit pas d'une preuve formelle de l'existence de processus conscients chez les animaux, mais d'une décision programmatique invitant à des recherches plus approfondies et spécifiques sur les processus conscients dans le règne animal.

Toute forme de conscience étant réflexive, il s'ensuit que des processus conscients ont en retour un rôle dans les processus cognitifs et dans les manifestations émotionnelles. Certaines capacités cognitives (comme les manifestations d'une « théorie de l'esprit »,

la capacité d'évaluer son savoir et l'utilisation de sa mémoire) sont donc doublement associées à des processus conscients : elles y contribuent et en bénéficient. Vérifier l'hypothèse de l'existence de processus conscients chez un animal consiste alors à examiner, selon l'invitation de Damasio (2010), s'il présente « des comportements qui sont le mieux expliqués par un cerveau avec un traitement de l'esprit plutôt que par un cerveau avec une simple capacité d'actions (comme les réflexes) », et donc si la complexité de ce comportement est telle qu'il ne peut s'expliquer par des automatismes non conscients. S'il en est ainsi et si l'on sait en outre que l'animal dispose de « tout ce qu'il faut » pour que l'on parle de conscience chez les humains (aptitudes cognitives et activités neuronales), alors il n'y a pas de raison de lui refuser de disposer de formes de conscience analogues, tout en sachant que, pour être équivalents, rien ne dit que leurs contenus soient identiques.

3. La conscience chez les humains

Nathan Faivre, Jacques Servière, Patrick Prunet

Comme nous l'avons indiqué au chapitre précédent, l'apport de la biologie, et plus précisément des neurosciences et des sciences du comportement, a provoqué un tournant majeur pour l'étude de la conscience. L'essentiel des grandes avancées a été réalisé chez l'homme. L'étude des processus conscients et inconscients et de ce qui les distingue y demeure aujourd'hui un champ de recherche très actif. L'objet central de cet ouvrage n'est pas la conscience chez l'homme mais la conscience chez les animaux, pour lesquels relativement peu de travaux traitant spécifiquement de cette question ont été publiés. Notre démarche a donc été de partir des connaissances sur la biologie des processus conscients chez l'homme afin d'établir si certains de ces éléments se retrouvent chez les animaux. Nous avons ainsi appliqué à l'étude de la conscience une démarche tout à fait classique en psychologie expérimentale comparée. Ce chapitre vise donc à présenter les grandes avancées neurobiologiques et neuropsychologiques de la conscience chez l'homme. L'étude des données disponibles concernant les animaux fait l'objet du chapitre suivant (chapitre 4).

Un écueil auquel tous les scientifiques et philosophes travaillant sur la conscience sont confrontés est que ce mot fait référence à différents concepts et à différents phénomènes.

Selon Searle (1995), parler de conscience, c'est faire référence à « ces états de conscience et de sensibilité qui commencent généralement lorsque nous nous réveillons d'un sommeil sans rêve et continuent jusqu'à ce que nous nous rendormions ou tombions dans le coma ou mourions ou devenions inconscients ». Ici, la conscience est considérée comme une forme d'expérience phénoménale subjective. Bien que cette définition ait le mérite de la simplicité, on l'affine en considérant deux de ses composantes distinctes : les niveaux et les contenus. Le niveau de conscience est défini comme la vigilance ou l'éveil. Il fluctue en fonction de facteurs internes tels que les cycles de veille et de sommeil, le rythme circadien ou des événements externes, par exemple en présence d'un signal d'alarme. Le contenu de conscience est défini comme l'expérience subjective associée à la perception d'un signal externe, comme la vision d'un objet ou le son d'une cloche, ou d'un signal interne, comme la perception des états corporels et l'expérience de soi. Niveaux et contenus sont généralement corrélés positivement, puisqu'un état de vigilance élevé est nécessaire pour faire l'expérience d'un contenu riche. Néanmoins, plusieurs conditions physiologiques ou pathologiques reflètent des dissociations entre un contenu riche et un état de vigilance faible, comme l'activité onirique pendant le sommeil, ou un contenu pauvre dans des états de vigilance élevés, comme en cas d'épilepsie ou de somnambulisme. De même, il y a une forte corrélation entre le contenu de la conscience

et l'attention. Celle-ci est la fonction cognitive qui nous permet d'amplifier les signaux pertinents et d'inhiber les signaux non pertinents : dans les états de haute vigilance, nous sommes généralement conscients de ce à quoi nous portons attention. Cependant, la nature des liens entre l'attention et la conscience reste discutée. Certains chercheurs arguent que la conscience et l'attention sont deux fonctions dissociables, d'autres que la conscience requiert une attention ou que la conscience consiste en une reconstruction perceptive de l'attention. La majeure partie de ce chapitre est consacrée aux contenus de conscience, aux niveaux perceptuel, cognitif et métacognitif.

Conscience *versus* inconscience

Même si nous expérimentons la vie comme une succession d'événements subjectifs, la plupart des processus régissant nos capacités mentales et corporelles sont effectués inconsciemment. Par exemple, nous ne sommes pas conscients de la régulation de nos systèmes digestifs ou cardiaques, ou de tout mécanisme sous-jacent à la perception de la parole ou à l'exécution de mouvements complexes, comme la marche. Ainsi, pour comprendre comment est formé le contenu de la conscience, une question critique est de pouvoir distinguer entre les processus conscients et inconscients. Pour aborder cette question, une méthode, dite « analyse contrastive » et proposée à l'origine par Baars (1988), a été largement utilisée. Elle consiste à comparer des situations dans lesquelles un individu a conscience d'un stimulus auquel il est exposé, avec des situations proches où il n'y a pas de contenu conscient. Ainsi, en contrastant le comportement et l'activité cérébrale dans les conditions conscientes et non conscientes, il est possible d'isoler les mécanismes spécifiques à l'accès conscient, ce qui constitue un des points clés de la compréhension des processus mis en jeu dans la conscience.

Approches méthodologiques

Trois approches principales sont utilisées pour rendre un stimulus visuel inconscient chez un sujet volontaire :
– perturber les signaux sensoriels reçus, par exemple en présentant une image très brièvement en présence de masques qui rendent l'image difficile à détecter ;
– épuiser les capacités attentionnelles mises en œuvre vis-à-vis des signaux sensoriels, par exemple en distrayant le sujet en lui faisant accomplir une double tâche ;
– réduire les états de vigilance, par exemple en étudiant la perception et la cognition pendant le sommeil ou sous anesthésie.

L'étude contrastive de la conscience a été motivée par le besoin de comprendre la spécificité de la conscience et de caractériser les processus inconscients à part entière. Une grande partie du travail sur le contenu de la conscience consiste ainsi à déterminer les limites et l'étendue des processus inconscients. La perception inconsciente est caractérisée lorsqu'un stimulus influence les comportements et/ou l'activité cérébrale

alors que le sujet de l'expérience rapporte qu'il n'a rien perçu, c'est-à-dire qu'il n'est pas conscient ou averti du stimulus présenté. Cette question a été principalement abordée en utilisant des méthodes de stimulations subliminales dans lesquelles un stimulus est présenté en dessous du seuil de perception. L'approche expérimentale prédominante pour valider le traitement inconscient d'un stimulus consiste à établir une dissociation entre la façon dont il est traité par le cerveau et l'accès conscient à ce stimulus. Une telle dissociation implique l'utilisation conjointe de mesures directes et indirectes. La mesure directe permet d'évaluer la conscience du stimulus, en demandant au sujet de se concentrer directement sur le stimulus ou sur l'une de ses caractéristiques en rapportant son contenu (par exemple rouge ou bleu, vertical ou horizontal, etc.). À noter que ces réponses peuvent être faites verbalement ou par un mouvement (presser un bouton ou toute autre action). La mesure indirecte permet au chercheur d'estimer l'influence du stimulus sur le comportement et/ou sur l'activité cérébrale. Par exemple, un stimulus caractérisé comme invisible *via* la mesure directe peut néanmoins modifier le traitement d'un second stimulus visible, selon un phénomène dénommé « amorçage subliminal ». Nous présentons brièvement ci-dessous une revue des travaux récents sur les traitements conscient et inconscient de l'information dans les cas de quelques processus mentaux bien identifiés.

Perception

Les études expérimentales sur la conscience ont été largement confinées au domaine de la perception visuelle, dont les mécanismes cérébraux sont bien connus, et qui bénéficie de nombreux outils élaborés permettant de rendre invisibles des stimulus. La simple existence d'influences subliminales au niveau perceptif a longtemps été l'une des questions les plus controversées en psychologie ; mais aujourd'hui, l'existence de la perception subliminale est reconnue. Il existe des preuves convaincantes que les stimulus visuels, auditifs, tactiles ou olfactifs peuvent être traités en quelques centaines de millisecondes. Ceci est vrai même si les sujets nient les percevoir consciemment et ne répondent pas mieux que ce qui serait prédit par hasard aux mesures directes évoquées ci-dessus. En d'autres termes, il est accepté que des formes d'analyses sensorielles simples ne nécessitent pas nécessairement une forme de conscience perceptive (le sujet n'est pas averti qu'il a perçu). La question s'est maintenant déplacée vers la compréhension de la nature profonde du traitement en l'absence de contenu conscient ; c'est-à-dire dans quelle mesure l'information perceptive inconsciente peut être traitée. Un état non conscient implique-t-il des processus cognitifs basiques ou complexes ?

Cognition

L'existence de traitements complexes en l'absence de conscience reste un sujet largement discuté. Les processus dits « complexes » impliquent typiquement des fonctions exécutives telles que la planification à long terme, l'inhibition de l'action,

la détection d'erreurs et la résolution de problèmes. Des études récentes suggèrent que de tels processus peuvent avoir lieu en l'absence d'accès conscient, ce qui indique que le traitement inconscient d'un stimulus n'est pas nécessairement limité aux systèmes perceptifs. Par exemple, il a été montré qu'un stimulus subliminal peut déclencher l'inhibition d'une action en lien avec des activations cérébrales dont la localisation suggère qu'elle abrite les réseaux de certaines fonctions exécutives. Il semble donc qu'un traitement inconscient puisse donner lieu à des fonctions cognitives complexes, même si le niveau de preuve reste à ce jour relativement faible. En dehors de la mémoire à court terme, le rôle de la conscience sur d'autres formes de mémoire reste mal compris. En effet, le domaine de la mémoire est subdivisé en de nombreux sous-domaines, en fonction notamment de leurs propriétés temporelles (mémoire à court terme *vs* mémoire à long terme qui stocke de grandes quantités d'informations sur de longues durées) ou en fonction du type d'information stocké (mémoire spatiale pour les lieux, déclarative pour les événements, procédurale pour les compétences, etc.). On ne sait toujours pas précisément comment la conscience interagit avec l'encodage, le stockage et la récupération de l'information, trois des principaux mécanismes impliqués dans la mémoire. Dans l'ensemble, les liens entre la conscience et la mémoire chez les humains sont complexes et restent à explorer. Pour conclure, il est important de noter que les preuves d'effets inconscients n'excluent pas que la conscience puisse jouer un rôle fonctionnel complémentaire et enrichissant dans les fonctions d'exécution, en particulier lorsqu'il s'agit de les appliquer de manière flexible, c'est-à-dire dans un contexte inédit, non stéréotypé (Dehaene et Changeux, 2011).

Conscience de soi et métacognition

Une propriété fondamentale de la conscience est son lien avec le soi, c'est-à-dire avec le sujet de l'expérience consciente. C'est cette dimension qui vient à l'esprit de tout auditeur humain abordant la question de la conscience et qui a longtemps constitué le centre quasi exclusif des interrogations philosophiques. Le sens de soi et son lien étroit avec la représentation neurale/mentale du corps ont été qualifiés de conscience de soi corporelle et ont fait l'objet de recherches récentes. On pense généralement que la conscience de soi corporelle provient de l'intégration de signaux provenant de l'environnement (signaux tactiles, visuels, olfactifs ou auditifs) et de ceux venus du corps (signaux cardiaques, viscéraux, proprioceptifs — en lien avec la perception du corps — ou vestibulaires — relatifs à l'équilibre —, etc.). Basée sur l'intégration multisensorielle de ces signaux, la conscience de soi corporelle implique l'auto-identification (l'expérience de posséder « son » corps), l'autolocalisation (l'expérience de localiser son corps dans l'environnement) et la perspective à la première personne (l'expérience d'où le sujet perçoit le monde). L'étude scientifique de la conscience corporelle s'est particulièrement accélérée au cours des dernières années ; elle a bénéficié de l'examen de patients atteints de troubles neurologiques et présentant des troubles de la conscience de soi ainsi que de la réalité virtuelle qui permet de contrôler finement les multiples signaux perçus par l'organisme chez des volontaires sains.

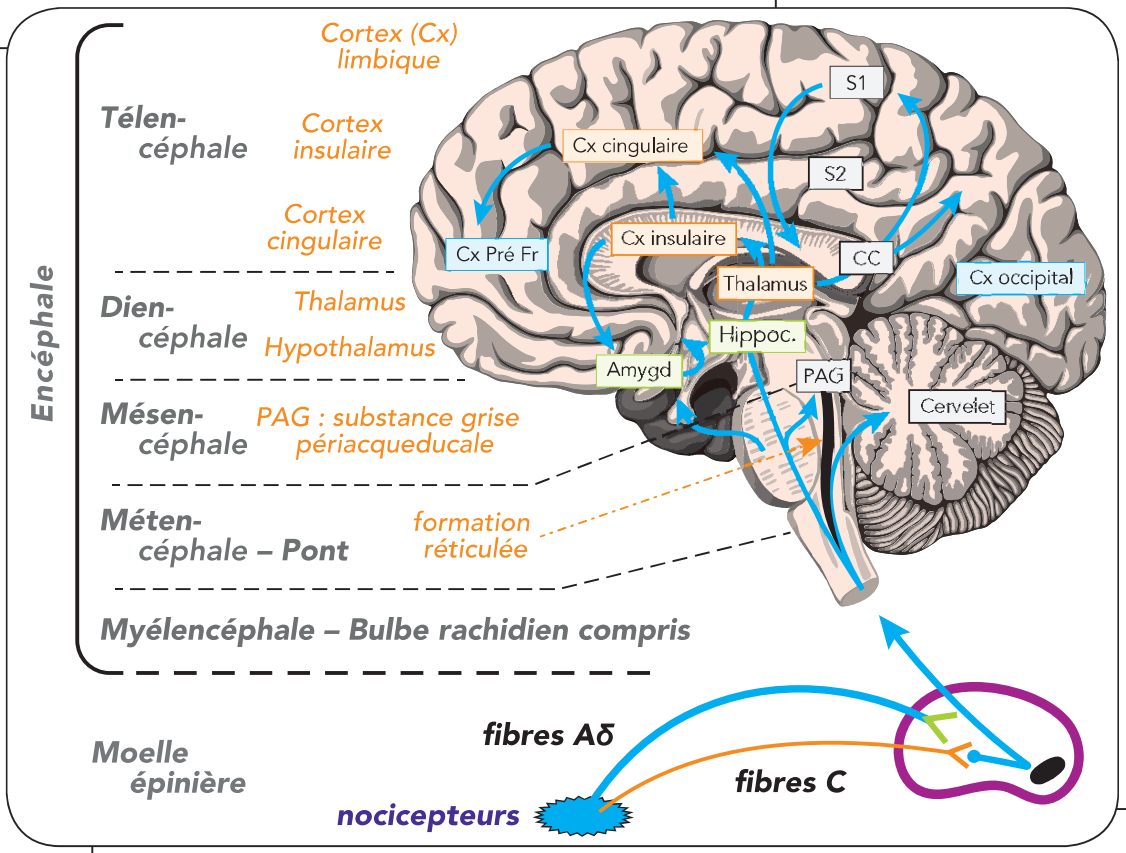
Le sens de soi ne se limite pas au sentiment de posséder un corps, ni au sentiment de percevoir le monde à partir de ce corps. En effet, les humains ont une capacité d'introspection et de réflexion sur leurs propres souvenirs. On distingue entre autres la mémoire épisodique, qui concerne des événements vécus et leur contexte, et la mémoire autobiographique, qui porte sur l'ensemble des souvenirs et des connaissances qu'un individu a de son passé personnel. La métacognition est la capacité à décrire nos propres états mentaux, ou, en d'autres termes, à « savoir ce que l'on sait ». La métacognition se caractérise dans une perspective de première personne et, en tant que telle, s'accompagne d'un accès unique aux signaux internes : je sais seulement ce qui se passe dans mon esprit. Cette capacité permet, entre autres, de générer un sentiment de confiance dans chaque décision, et d'orienter son propre comportement. À noter que la métacognition n'est pas toujours optimale, puisqu'il peut advenir que l'on ignore ses propres connaissances, et qu'il nous arrive parfois de faillir à détecter nos erreurs. Cela est particulièrement problématique dans plusieurs troubles psychiatriques comme la schizophrénie.

La quête des corrélats neuronaux de la conscience

À CE JOUR, IL N'Y A TOUJOURS PAS DE CONSENSUS quant à savoir si une théorie neuronale de la conscience peut expliquer comment la conscience émerge des mécanismes physiques siégeant dans le cerveau, ni même comment caractériser les mécanismes qui soutiennent les processus cognitifs conscients. Pour contourner le problème de la réduction des états mentaux au fonctionnement de structures cérébrales élémentaires, Crick et Koch (1998) ont proposé de laisser de côté cette question et de se concentrer sur les corrélations entre des événements mentaux et neuronaux et de découvrir leurs relations avec l'apparition de processus conscients. Cette recherche de « corrélats neuronaux de la conscience » (CNC) présente les mêmes limites que toute étude de corrélation, car une corrélation ne démontre pas un lien causal. Cependant, l'hypothèse reste qu'une telle démarche pourra finalement conduire à une meilleure compréhension des processus neuronaux qui sous-tendent l'émergence de la conscience. Un CNC est défini comme l'ensemble minimal de mécanismes neuronaux conjointement suffisants pour qu'une perception consciente spécifique apparaisse. En pratique, l'étude du CNC impose de mettre en place une analyse contrastive, dans laquelle on compare les réponses neuronales et comportementales provoquées par des stimulus perçus *vs* non perçus ; ceci permet d'identifier les caractéristiques neuronales et cognitives spécifiquement impliquées dans un traitement donné, conscient ou inconscient. Un CNC validé expérimentalement ne saurait donc être présent que durant l'expérience consciente correspondante et jamais en son absence. De nombreuses observations cliniques ont permis de remarquer que des dommages, même importants, de certaines parties du système nerveux, par exemple de la moelle épinière ou du cervelet, peuvent n'avoir que peu ou pas d'impact sur le niveau de conscience. En revanche, d'autres dommages, même plus limités, en particulier au niveau du tronc cérébral ou de zones circonscrites du cortex, peuvent causer de

graves troubles de la conscience. Cette perte de conscience est généralement associée à des lésions corticales et la plupart du temps à une atteinte du thalamus. D'autres structures, en particulier du tronc cérébral, sont nécessaires pour permettre qu'il y ait conscience, comme l'indiquent les nombreux cas de comas consécutifs à des lésions dans ces régions. Cependant, ces dernières ne sont pas suffisantes pour permettre une expérience consciente. Ces structures, les principales étant localisées sur la figure 1, doivent donc être considérées comme des facilitateurs du niveau de la conscience, plutôt que comme des générateurs des contenus de conscience.

Figure 1. Positions respectives des grandes structures du système nerveux central sur une coupe sagittale médiane de cerveau humain.

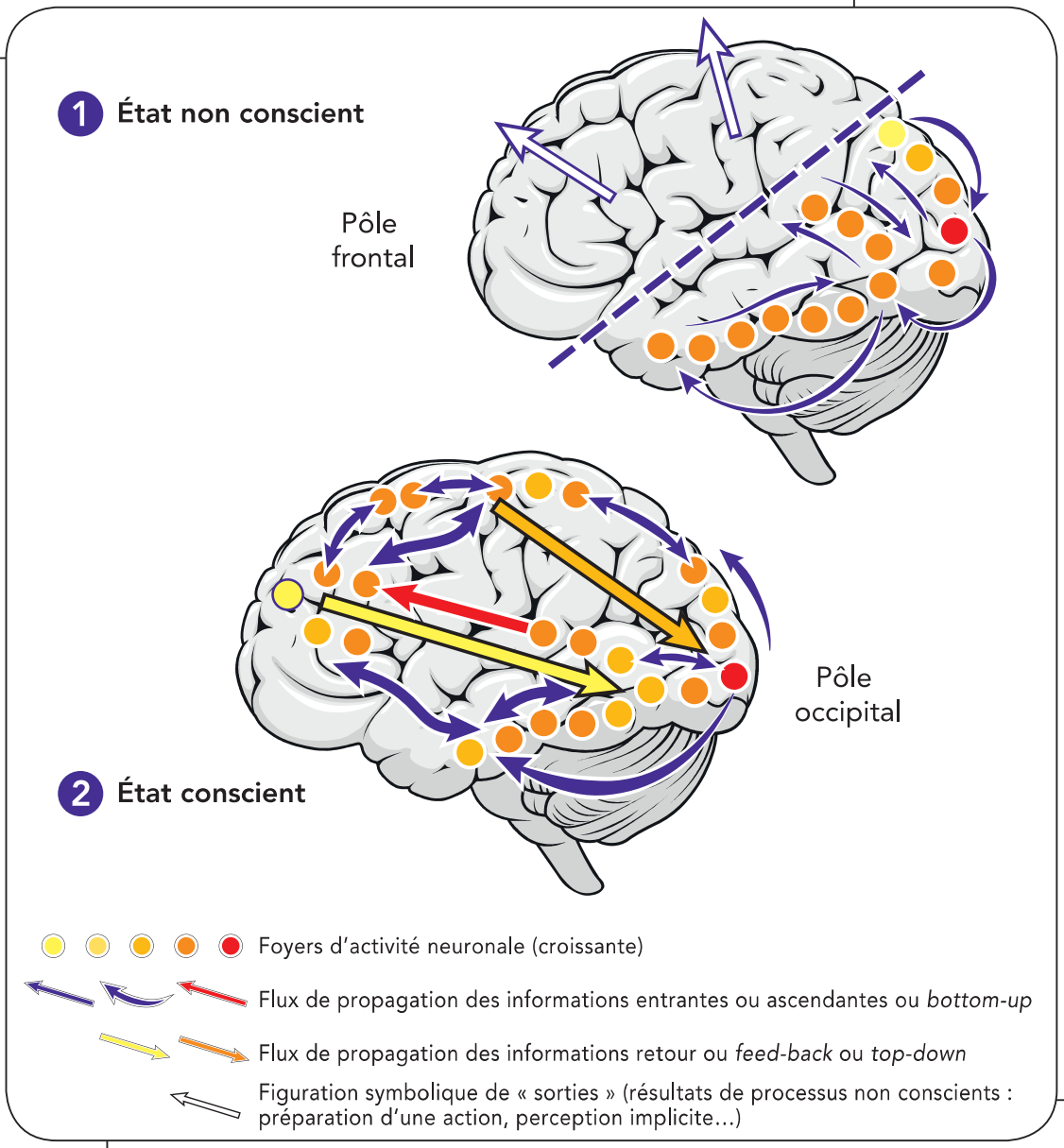


- Les 5 grandes subdivisions anatomiques de l'encéphale
  – Télencéphale (quelques aires corticales sont pointées) : cortex (Cx) cingulaire, insulaire, limbique, pré-frontal (Pré Fr), amygdalien (Amygd), somesthésique S1 et S2 (sensibilité corporelle) et occipital, corps calleux (CC).
  – Diencéphale (avec le thalamus – hippocampe inclus (hippoc) –, hypothalamus).
L'ensemble des structures contenues dans ces deux premières subdivisions est également nommé communément « prosencéphale ».
  – Mésencéphale (avec le PAG = substance grise périacqueducale, le système réticulaire).
  – Métencéphale (avec le Pont = pont de Varole, le cervelet, la formation réticulée).
  – Myélencéphale (avec le bulbe, les noyaux relais du système sensoriel somesthésique…).
- La moelle épinière est représentée en section transversale avec les arrivées d'afférences associées aux informations nociceptives (fibres nerveuses Aδ et C).

→ Les flèches représentent les flux d'information entre les structures cérébrales.

La recherche sur les contenus de conscience s'est focalisée sur la vision, et notamment sur le cortex visuel. Il a d'abord été suggéré que le cortex visuel primaire ne faisait pas partie des CNC, c'est-à-dire que l'activité de ces neurones ne contribuait pas directement à l'expérience phénoménale de la vision. Sur le plan clinique, le rôle du cortex visuel primaire pour la vision consciente est illustré par le phénomène de la vision « aveugle », consécutive à une lésion du cortex visuel primaire. En effet, lorsque de tels patients « aveugles » sont invités à distinguer deux stimulus (par exemple, un réseau de lignes fixes parallèles inclinées vers la droite ou vers la gauche), ils nient toute expérience du stimulus visuel (c'est-à-dire qu'ils prétendent être aveugles), alors même que leur performance discriminative du stimulus dépasse ce que l'on pourrait attendre d'une personne totalement aveugle (c'est-à-dire une performance aléatoire). Depuis, de nombreuses études d'électrophysiologie et de neuro-imagerie ont précisé le rôle du cortex visuel : au-delà des localisations neuro-anatomiques, la description des mécanismes électrophysiologiques associés au contenu de la conscience s'est affinée, notamment celle du rôle des activités neurales dites « ascendantes *versus* descendantes », et de la synchronie des activités neuronales entre plusieurs aires cérébrales. Un mécanisme désormais bien accepté suggère que face à un stimulus visuel, deux vagues principales d'activité neuronale se produisent ; d'abord, un « balayage vers l'avant » qui peut se résumer par une progression de flux d'activité électrique de l'arrière du cerveau vers l'avant (activité ascendante). Ce balayage part donc des zones visuelles primaires situées à l'arrière du cerveau et qui gagnent les zones responsables de l'encodage des caractéristiques visuelles plus complexes. Ensuite, on observe une vague d'activité descendante, dite « ré-entrante », depuis les zones antérieures vers les zones visuelles primaires (figure 2). Les travaux sur les macaques et les humains ont montré que l'arrivée ascendante des informations venues de la rétine sur le cortex active des neurones qui sont associés à un traitement inconscient des caractéristiques visuelles : elle n'aboutit pas alors nécessairement à une expérience visuelle consciente. En revanche, l'activité ré-entrante module la réponse de ces neurones et permet un traitement visuel plus complexe qui est supposé aboutir à la conscience visuelle. Certains auteurs ont avancé que la synchronisation des signaux oscillatoires neuronaux entre différentes zones du cerveau est, au-delà de l'activité descendante, un élément clé de la conscience. Elle est considérée comme une composante critique pour l'intégration d'ensembles de neurones en groupes cohérents lors du traitement visuel ou multisensoriel. De plus, on pense que la synchronie neuronale joue un rôle clé dans d'autres composantes de la conscience perceptuelle, telle la mémoire de travail qui permet un maintien et une manipulation temporaire de l'information. Elle permet de stabiliser les activités neuronales en empêchant l'apparition d'activités temporellement désorganisées. À l'inverse de la synchronie neurale associée à un état de conscience particulier, des états de synchronisation globale de l'activité électrique corticale, qui correspondent à de faibles niveaux de conscience, sont enregistrés lors du sommeil (électro-encéphalogramme à ondes lentes), des crises d'épilepsie et de l'anesthésie.

Figure 2. Répartition schématique des activités cérébrales corticales dans deux états de conscience.



Source : J. Servière, inspiré et réinterprété de Dehaene *et al.*, 2006.

Les deux schémas représentent la distribution des activités neuronales enregistrées par imagerie fonctionnelle cérébrale chez un sujet humain soumis à deux situations de stimulation visuelle.

Situation 1, état non conscient : le sujet est éveillé, en situation d'attention diffuse aux consignes ; il ne sait pas ce qui va se passer, ni à quel moment la stimulation peut être présentée. Un stimulus visuel bref (durée ‹ 100-150 ms) apparaît de manière aléatoire sur l'écran placé face au sujet.

Situation 2, état conscient : le sujet est éveillé et prévenu qu'une stimulation visuelle brève va être présentée juste après un signal d'avertissement sonore. Il est en attente diffuse et orientée vers l'écran.

Questionné après présentation, en situation 1 : le sujet ne peut pas témoigner qu'il « a vu » quelque chose (état non conscient de perception), en situation 2 : le sujet peut décrire le stimulus et préciser sa position sur l'écran (état de conscience perceptive ou phénoménale). Dans la situation 2, les activités corticales sont réparties sur l'ensemble des zones corticales, y compris des aires frontales, alors qu'en situation 1 les activités neuronales sont limitées aux zones occipitales (= cortex visuel primaire et zones visuelles associatives).

Si la compréhension de la conscience a fortement progressé dans la modalité visuelle chez l'homme, les interactions de perceptions visuelles conscientes et inconscientes avec d'autres modalités sensorielles restent à explorer. De telles interactions sont cruciales, compte tenu de la nature multimodale des perceptions et de la pertinence conjointe des informations tactiles, olfactives, auditives et nociceptives. En particulier, l'analyse conjointe des sens du toucher et de l'olfaction constitue un modèle prometteur pour étudier la formation de la conscience perceptive, particulièrement en raison de ce qu'on les considère comme plus « primitifs », dans la mesure où leurs origines phylogénétique et ontogénétique précèdent souvent la mise en place de la vision.

En conséquence, l'organisation fonctionnelle et les étapes de traitement, sous-jacentes à la conscience tactile ou olfactive, pourraient être plus « simples » que celles impliquées dans la vision ; elles seraient ainsi plus accessibles aux investigations empiriques chez les animaux.

Théories de la conscience

Les diverses théories qui ont émergé de la quête des CNC stipulent que la conscience nécessite soit l'intégration de l'information dans diverses régions du cerveau, soit l'implication de mécanismes tels que la présence de connexions descendantes à courte ou longue distance, ou encore la synchronisation neuronale. À ce jour, il n'y a pas de consensus général et pas de théorie unifiée pour expliquer les différents aspects de la conscience décrits ci-dessus. En revanche, deux théories plus influentes ont vu le jour ces dernières années, la théorie de « l'espace de travail global » et la théorie de « l'information intégrée ».

– *La théorie de « l'espace de travail global »* combine plusieurs aspects des hypothèses fonctionnelles sur la conscience. Elle propose que l'accès à la conscience se fasse lorsqu'une information (un percept, ou un souvenir) est représentée dans un espace mental distinct, l'espace de travail global, qui a la capacité de diffuser cette information à un ensemble d'autres processeurs associés (Baars, 1988). L'espace de travail global est défini comme un système d'échange d'informations permettant à des processeurs spécialisés d'interagir entre eux (Dehaene et Changeux, 2011). Les processeurs de cet espace, dont on a de bonnes raisons de penser qu'il a par essence des contours fluctuants, se situeraient dans les régions pariéto-frontales du cerveau. Dans cette conception, les processeurs inconscients spécialisés rivalisent ou coopèrent pour accéder à l'espace de travail global. Une fois l'accès obtenu, les neurones spécialisés de l'espace de travail global peuvent renvoyer des informations à tous les autres processeurs spécialisés à travers des projections à longue distance, entraînant une activation plus globale et synchrone de l'activité cérébrale. Ainsi, on pense que l'accès conscient se produit lorsque l'information entrante est rendue disponible globalement à plusieurs sous-systèmes cérébraux à travers un réseau de neurones dont les axones sont à longue portée, et qui sont densément répartis dans le cortex pariéto-frontal.

Au niveau comportemental, la théorie de l'espace de travail global rend compte de nombreuses propriétés spécifiques au traitement conscient, notamment l'intégration de l'information, la flexibilité, le maintien dans le temps et l'amplification additionnelle de l'information. Aujourd'hui, c'est l'une des théories les plus influentes permettant de rendre compte des bases neurocognitives de la conscience.

– *La théorie de « l'information intégrée »* (IIT) propose de rendre compte des mécanismes de formation de la conscience. Dans cette théorie, la conscience correspond à un processus d'intégration de l'information tel que les contenus de conscience seraient équivalents à la capacité du système à traiter l'information au-delà du traitement réalisé par la simple somme de ses sous-parties. Ce postulat est basé sur l'observation phénoménologique qu'un percept conscient est perçu comme un tout intégré et ne peut être divisé en plusieurs composantes qui seraient perçues indépendamment. L'expérience qui en résulte a une valeur supplémentaire : elle est spécifique et unique, parce que les processus d'intégration lui confèrent un nouveau contenu informatif, propriété émergente de la combinaison de toutes les composantes d'un percept. Tononi (2010) souligne que la manière dont le cerveau traite consciemment l'information est fondamentalement différente par exemple du fonctionnement d'un appareil photo numérique. Dans ce cas, chacun des photorécepteurs de l'appareil photo saisit, indépendamment des autres, des « bits » d'information. L'image qui en résulte combine toutes les informations en utilisant un programme informatique dédié. L'appareil photo n'est pas conscient puisqu'il n'effectue aucun traitement au-delà de la somme de ses photorécepteurs indépendants. Le contenu informatif résultant de l'image n'est donc pas supérieur à la somme des éléments originaux séparés. Cette théorie prend donc en compte le fait que les expériences subjectives sont à la fois informatives (c'est-à-dire que les expériences conscientes sont extrêmement diverses et riches) et intégrées (c'est-à-dire que le monde est perçu comme un ensemble unifié, cohérent, plutôt que perçu comme une somme de caractéristiques disjointes). L'IIT repose sur six axiomes, censés capturer les propriétés essentielles de l'expérience consciente. Un cadre mathématique a été dérivé de ces axiomes, proposant une mesure appelée *phi* ; cette valeur évalue le niveau par lequel un système intègre des informations au-delà de la somme de ses parties. En d'autres termes, si un système peut être divisé en plusieurs parties indépendantes sans altérer sa fonction (par exemple, les photorécepteurs d'un capteur d'appareil photo), sa valeur de *phi* sera nulle, et il en sera de même pour son état conscient. En revanche, d'autres architectures, telles cette fois que les boucles neurales thalamo-corticales de rétroaction, ne peuvent pas être décomposées de cette manière, et sont caractérisées par des valeurs élevées de *phi* et associées à de la conscience. Dans sa conception initiale, l'IIT est l'hypothèse selon laquelle la conscience est un constituant fondamental de notre univers physique : une propriété émergente d'un système d'interactions. Pour les neurobiologistes, l'IIT est définie par des critères stricts qui doivent être simultanément présents pour que la conscience puisse se produire. Dans sa forme actuelle, l'estimation de *phi* pour les cerveaux humains n'est pas calculable, et seules des estimations approximatives et empiriques sont disponibles. Son intérêt est, pour l'instant, essentiellement théorique.

L'espace de travail neuronal global et les théories de l'information intégrée donnent à penser que l'information est traitée de manière hiérarchique de sorte qu'elle génère une expérience consciente. La nouvelle information sensorielle reçue par le cerveau est utilisée pour détecter les erreurs, les écarts, entre ce qui est attendu par le modèle perceptuel interne préexistant et ce qui est réellement perçu de l'environnement. Ainsi, d'après ce scénario, les informations perceptuelles clés ne remontent pas de manière ascendante (par exemple du cortex visuel primaire au cortex préfrontal), mais descendent dans une architecture cognitive hiérarchique. Lorsque des erreurs de prédiction entre le modèle *a priori* et l'état interne actuel sont détectées, le modèle est révisé et remis à jour. En fait, ce sont précisément ces erreurs de prédiction qui doivent être codées pour ajuster le modèle. Par conséquent, les événements qui restent stables et constants dans le modèle ne nécessitent pas beaucoup d'attention consciente, tandis que les événements associés à des erreurs de prédiction élevées (par exemple, nouveauté, surprise, conscience de menace potentielle, douleur, etc.) représentent une grande partie du contenu conscient. La conscience peut ainsi être décrite comme l'interaction entre le modèle prédictif interne et la réalité externe.

Conclusion

Ce chapitre donne un bref aperçu de certains aspects importants de la conscience humaine, en se focalisant plus précisément d'abord sur les relations entre processus conscients et inconscients, puis sur les corrélats neuronaux de la conscience et sur les deux principaux cadres théoriques de la conscience.

La plupart des travaux examinés ont en commun de reposer sur une analyse contrastive : l'approche clé pour étudier les niveaux et le contenu de la conscience consiste à comparer les situations où les niveaux ou les contenus sont faibles ou absents avec des situations où le sujet est pleinement conscient. La logique a guidé la recherche d'une définition des corrélats neuronaux de la conscience chez l'homme, et, comme indiqué dans les chapitres suivants, cette même logique est applicable aux animaux.

Avec une telle approche utilisant les analyses contrastives chez des humains adultes et aptes à communiquer verbalement, il est cependant difficile de savoir si ce qu'on mesure est le contenu pur de la conscience, ou si la mesure est contaminée par la façon dont le contenu de la conscience a été rapporté. En d'autres termes, il est difficile de ne pas surestimer les corrélats neuronaux de la conscience de sorte qu'ils n'incluent que les mécanismes neuronaux qui génèrent directement l'expérience, et non pas ceux qui sont nécessaires pour la rapporter. On prend le même risque en essayant de déchiffrer des contenus conscients chez les nourrissons, les patients non communicants ou les animaux. On est toujours confronté à la possibilité que ce qui est mesuré reflète le traitement inconscient plutôt que la conscience proprement dite.

4. La conscience chez les animaux

Patrick Prunet, Alain Boissy, Xavier Boivin, Ludovic Calandreau, Léa Lansade, Pierre Le Neindre, Jacques Servière

C'est en partant des connaissances acquises sur la conscience chez les humains que l'analyse des données biologiques relatives aux contenus de conscience des espèces animales a été développée dans ce chapitre. Cette démarche est d'autant plus justifiée qu'aucun argument scientifique n'existe pour refuser la présence de processus conscients chez les animaux. Au contraire, des auteurs comme Griffin (1976) concluent que l'étude de la complexité des comportements animaux révèle des capacités inattendues et insoupçonnées qui conduisent à proposer l'existence de processus conscients. Ces capacités permettraient aux animaux d'intégrer toutes les informations qu'ils perçoivent au sein d'ensembles cognitifs à partir desquels s'élaboreraient les décisions d'actions les plus pertinentes et les plus adaptées. Ces comportements complexes des animaux peuvent être considérés comme des signes indicateurs de niveaux de cognition supérieure permettant d'élaborer une réponse adaptée aux défis posés par les modifications nouvelles intervenant dans les milieux de vie.

Proposer une revue des connaissances biologiques sur les contenus de la conscience chez les espèces animales oblige à affronter plusieurs difficultés :
– tout d'abord, la conscience est une connaissance vécue par le sujet. Les animaux ne peuvent pas communiquer verbalement le contenu de leur expérience, ce qui limite la possibilité pour tout observateur d'y accéder aisément. Cette difficulté peut être partiellement contournée en recourant à des tests comportementaux, adaptés et identiques dans leur conception à ceux utilisés chez l'homme — en particulier, mais pas nécessairement, dans le cas des humains non verbaux comme de très jeunes enfants et dans des cas pathologiques. Des similitudes de résultats à ces tests entre humains et animaux ne prouvent pas obligatoirement l'existence de contenus conscients identiques chez ces derniers. Ils constituent cependant une aide pour interpréter l'information recueillie dans des situations expérimentales chez quelques espèces animales. De fait, la combinaison d'approches comportementales et physiologiques recourant à des tests adaptés aux animaux et d'approches d'anatomie comparée semble être la seule stratégie permettant d'avancer dans la compréhension des contenus de conscience chez les animaux étudiés ;
– le terme d'« animaux » recouvre un spectre très large d'espèces de vertébrés et d'invertébrés, vivant dans des milieux très différents et issues d'histoires phylogénétiques très diverses. Dans ce contexte, on peut raisonnablement faire l'hypothèse que les processus conscients peuvent varier d'une espèce à l'autre et, en particulier, entre les

espèces non humaines et l'espèce humaine. Dans ce chapitre, nous montrerons que la conscience est probablement associée à différentes structures cérébrales, celles-ci pouvant varier selon l'espèce considérée. De plus, les données disponibles chez les vertébrés et les invertébrés sur les relations entre les processus cognitifs et les structures nerveuses restent très souvent limitées, ce qui ne permet pas d'apporter pour l'instant une réponse claire à la question de ces relations. D'un point de vue neurobiologique, la question n'est pas tant de savoir si seuls les humains possèdent une conscience, mais plutôt de savoir de quelle complexité fonctionnelle un système nerveux central doit être équipé pour que des processus conscients puissent apparaître ;
– la plupart des études sur les capacités cognitives des animaux n'ont pas été réalisées dans le but d'étudier des contenus de conscience. Cette constatation nous a contraints à discuter des structures et des processus nécessaires à l'existence de ces contenus de conscience au regard des connaissances acquises chez l'homme. De fait, nous nous sommes essentiellement appuyés sur les caractéristiques du comportement de certaines espèces animales et sur les quelques données disponibles relatives aux corrélats neurobiologiques d'un contenu conscient. C'est à partir de cet ensemble de données qu'il a été possible de tenter de savoir si certains processus conscients peuvent être présents chez certaines espèces animales.

Dans ce contexte, nous avons fait le choix d'étudier les relations entre contenu de conscience et quelques-uns des grands processus psychologiques de la vie animale : les émotions, la métacognition, la mémoire épisodique, le comportement social et les relations homme-animal. Cette analyse intègre également la description des corrélats neuronaux de conscience chez les animaux. Nous n'avons pas cherché à être exhaustifs dans cette recherche de processus conscients chez les animaux, mais nous avons ciblé quelques grandes fonctions pour lesquelles la présence de processus conscients peut être raisonnablement suggérée. Nous reconnaissons que les contenus de conscience chez les animaux conduisant à des représentations « des mondes » des animaux n'ont pas encore été décrits, et que ces contenus pourraient s'avérer différents suivant l'espèce considérée, mais aussi différents des représentations déjà décrites chez les humains.

Les émotions

Les émotions sont classiquement définies à partir de trois composantes : deux composantes expressives, comportementale et physiologique, et une composante subjective (Dantzer, 1988). La composante subjective, qui représente l'expérience émotionnelle proprement dite, est plus difficile d'accès chez les animaux que chez les humains en raison de l'absence de langage verbal. Elle ne peut donc être inférée qu'à partir des expressions comportementales et physiologiques associées. Cependant, même si les animaux ne peuvent pas nous dire avec des mots ce qu'ils aiment et ce qu'ils n'aiment pas, ce qu'ils veulent ou ce à quoi ils veulent échapper, leur comportement peut en témoigner explicitement. L'étude des émotions des animaux a fait l'objet d'un

intérêt croissant au cours des deux dernières décennies. Elle est à l'origine d'une nouvelle discipline appelée « neuroscience affective » (Panksepp, 1998). Parmi les nombreuses études sur « l'affectivité des animaux », certaines se sont inspirées des théories de l'évaluation qui ont été initialement développées en psychologie cognitive pour comprendre les émotions humaines et qui seront développées dans la suite du texte.

Une première partie de cette section présente l'approche développée depuis une quinzaine d'années sur des animaux pour tenter de décrypter leurs émotions à partir de processus cognitifs élémentaires qu'ils utilisent pour évaluer leur monde. Dans une deuxième partie sera mise en évidence la façon dont l'état émotionnel des animaux modifie la manière dont ils évaluent leur monde environnant. La représentation mentale, et plus largement la conscience que les animaux peuvent avoir de leur corps et de leur monde environnant, est discutée dans une troisième et dernière partie à la lumière des travaux explorant les relations entre l'expérience émotionnelle et les processus cognitifs.

Émotions des animaux et psychologie cognitive : quand les processus cognitifs sont à l'origine des émotions

Les théories qui ont été développées en psychologie cognitive pour comprendre les émotions chez l'homme ont inspiré une approche originale chez les animaux pour appréhender de manière expérimentale les processus émotionnels sur la base de leurs capacités cognitives et de leur comportement. Selon ces théories, les émotions résultent de l'évaluation que l'individu fait de la situation qui les a déclenchées. Cette évaluation constitue alors une quatrième composante, la composante cognitive, qui détermine la composante subjective, laquelle conditionne les composantes comportementale et physiologique.

Selon Scherer (2001), un des principaux théoriciens de la psychologie cognitive des émotions, l'évaluation se fait selon un nombre limité d'items élémentaires :
– la pertinence de la situation pour l'individu lui-même : la nouveauté de la situation (soudaineté, familiarité et prévisibilité), l'agrément (ou le désagrément) qu'elle lui procure, et la façon dont la situation déclenchante correspond (ou non) aux attentes de l'individu ;
– les implications pour l'individu : cela suppose que l'individu en appréhende les conséquences potentielles et qu'il saisit si ces dernières sont en accord ou non avec ses attentes ;
– les possibilités d'action ou de contrôle de l'individu, compte tenu de ses capacités, pour faire face à cette situation (voire la contrôler) ;
– la signification normative de la réaction de l'individu : soit en relation avec une norme personnelle (si je ne réponds pas correctement, cela affectera-t-il ma propre estime ?), soit par rapport à des normes sociales (y a-t-il des réponses préférables ou obligatoires selon le groupe social auquel j'appartiens ?).

Pour Scherer, le résultat de cette évaluation agit sur la composante subjective d'une émotion qui, à son tour, déclenche des réponses comportementales et physiologiques spécifiques.

Sander *et al.* (2005) insistent sur les liens entre le résultat de l'évaluation de la situation, qui se traduit par une combinaison donnée des items élémentaires pertinents, et l'émotion ressentie. Par exemple, la peur est ressentie lorsque l'individu est exposé à un événement désagréable soudain, inconnu, imprévisible et incompatible avec ses attentes, alors que la colère est ressentie dans des situations similaires, à ceci près que l'individu estime qu'il peut agir sur l'événement déclenchant, voire le contrôler.

Les animaux domestiques ont fait l'objet de plusieurs études inspirées des travaux de l'équipe de Scherer sur les humains. Certaines, notamment sur les moutons, ont ainsi été conçues pour mieux comprendre comment ces animaux évaluent leur environnement et y répondent émotionnellement (Boissy *et al.*, 2007a ; Veissier *et al.*, 2009). Les réponses comportementales et physiologiques spécifiques des moutons sont liés aux événements auxquels ils ont été confrontés. Par exemple, la présentation soudaine d'un objet pourtant familier induit une réaction de sursaut associée à une accélération cardiaque transitoire comparable à la réponse de surprise étudiée chez les humains. La présence d'un objet nouveau déclenche une orientation de l'animal vers cet objet et une augmentation transitoire de la variabilité de sa fréquence cardiaque. Du fait de la rapidité de la mise en œuvre des réponses, les processus d'évaluation sous-jacents semblent être automatiques et non conscients. Cependant, lorsque c'est un nouvel objet qui est présenté soudainement, le sursaut et la tachycardie, associés à la soudaineté de l'événement, sont plus marqués que dans le cas de la présentation soudaine d'un objet familier. Ainsi, au-delà d'une impression de réactions automatiques de type « stimulus-réponse », les moutons réagissent sur la base d'un traitement de l'information, aussi rapide soit-il. De plus, comme ils sont capables d'anticipation, leur réponse émotionnelle à un événement peut être affectée par le caractère prévisible de l'événement.

Les moutons tiennent également compte des expériences passées et se projettent dans le futur pour donner du sens à la situation en cours en élaborant des attentes particulières. Un décalage entre ces attentes et l'issue de la situation qu'ils vivent induit des modifications à la fois comportementales et cardiaques, indépendamment du caractère agréable ou désagréable de l'événement attendu. De même, il s'avère que la réponse émotionnelle d'un mouton à un événement déclenchant dépend de la façon dont il peut agir sur l'événement, voire le contrôler. Enfin, sachant que les animaux domestiques appartiennent à des espèces grégaires caractérisées par une organisation sociale relativement structurée, une autre expérience conduite sur des moutons a montré que les réponses émotionnelles à un événement soudain dépendent du contexte social environnant. Un mouton internalise plus ses réactions, telle une tachycardie, lorsqu'il est en présence d'un partenaire dominant. Lorsqu'il est en présence d'un subordonné, le même mouton extériorise par des réactions comportementales plus marquées, telle une fuite, en réponse à l'événement anxiogène.

Ces nombreux résultats obtenus sur les moutons indiquent que non seulement les animaux expriment des réactions émotionnelles, mais qu'ils ressentent aussi des états

émotionnels sous-tendus par un processus d'évaluation comparable à celui étudié chez les humains. Ils sont sensibles aux items élémentaires rapportés ci-dessus (correspondance ou non de la situation aux attentes de l'individu, possibilité ou non de contrôler la situation, adéquation ou non aux normes sociales…) et à des combinaisons d'items identifiées chez les humains (Sander *et al.*, 2005). Sur cette base, il est proposé que les moutons sont capables d'éprouver un large éventail d'émotions, tant négatives, comme la peur, la colère, le désespoir et l'ennui, que positives, comme le désir et le plaisir (Boissy et Lee, 2014 ; Veissier *et al.*, 2009).

Des résultats similaires, même s'ils sont moins documentés, ont été décrits chez d'autres animaux de rente, tels que les porcs et les cailles, et également chez les animaux de laboratoire. Ainsi, une agitation comportementale généralement associée à une émotion positive est observée lorsque l'animal a la possibilité d'anticiper un événement agréable ; c'est le cas des rats qui sont avertis d'un transfert vers une cage enrichie (van der Harst *et al.*, 2003) ou des poules qui reçoivent un signal annonçant la distribution de vers de farine (Moe *et al.*, 2013). L'anticipation d'une récompense est couramment représentée comme étant la phase appétitive ou « désirante » des émotions positives (Boissy *et al.*, 2007b ; Mendl *et al.*, 2010). Le résultat de l'évaluation a donc un impact sur la valence, c'est-à-dire sur la qualité intrinsèquement agréable ou désagréable, et sur l'intensité de l'expérience émotionnelle. L'hypothèse qu'une émotion est déclenchée automatiquement n'est donc pas recevable. L'issue du processus évaluatif de la situation aboutit à un état affectif fonction de la combinaison des items en jeu, état que l'animal ressent et peut se représenter de manière multimodale.

États émotionnels des animaux et psychologie cognitive : quand les émotions modifient les processus cognitifs

Chez les humains, un important corpus de recherches psychologiques éclaire la façon dont les émotions altèrent les fonctions cognitives, telles que l'apprentissage et la mémoire. C'est ainsi que les événements émotionnellement chargés sont plus facilement mémorisés que les événements neutres. Plus précisément, les émotions modérées améliorent la mémoire, tandis que les émotions extrêmes ont sur elle un effet délétère (Mendl *et al.*, 2001). Les émotions peuvent également affecter d'autres fonctions cognitives, comme l'attention et le jugement, qui permettent à l'individu de sélectionner les événements saillants de son environnement. Ces altérations des processus cognitifs par les émotions sont généralement interprétées comme ayant une valeur adaptative (Fiacconi *et al.*, 2015).

Plusieurs travaux conduits sur différentes espèces animales rapportent les effets similaires délétères des émotions sur les diverses fonctions cognitives (Paul *et al.*, 2005). Des travaux plus récents ont montré que les processus cognitifs impliqués dans l'évaluation de la situation peuvent également être biaisés par l'état émotionnel de l'animal considéré. La plupart de ces travaux reposent sur une tâche de discrimination.

Ainsi, des moutons ont reçu une nourriture placée dans un seau situé d'un côté de l'enclos, alors que le même seau disposé du côté opposé de l'enclos était associé à un événement désagréable (Doyle *et al.*, 2010). Une fois qu'ils ont appris à discriminer entre les deux positions du seau, à s'approcher de l'un et à éviter l'autre, les moutons sont exposés à une situation ambiguë : le seau est placé entre les deux positions apprises. Un jugement « optimiste » est suggéré lorsque des indices ambigus déclenchent des réponses ressemblant à celles qu'ont suscitées les indices positifs. À l'inverse, un jugement « pessimiste » est déterminé lorsque l'animal assimile les signaux ambigus au signal négatif. Avec cette méthode, Doyle *et al.* (2010) et Destrez *et al.* (2013) ont observé un biais « pessimiste » chez les ovins exposés préalablement à des événements anxiogènes. Ces résultats obtenus depuis chez plusieurs autres espèces animales suggèrent que les biais cognitifs peuvent participer au développement d'états conscients affectifs de longue durée.

Quand l'étude des relations entre les émotions et la cognition chez les animaux invite à leur reconnaître une conscience

Les réponses émotionnelles étudiées dans les travaux rapportés précédemment ne peuvent pas être considérées comme de simples processus stimulus-réponse. Elles supposent des processus cognitifs plus ou moins conscients. Cependant, la preuve expérimentale de l'existence d'une composante émotionnelle n'implique pas nécessairement que les animaux sont conscients de leurs propres émotions. L'amélioration de la connaissance des relations entre émotions et cognition fournit néanmoins de nouvelles perspectives quant à l'exploration de la conscience chez les animaux. De nombreuses espèces animales, y compris les poissons, sont capables des mêmes processus cognitifs d'évaluation que ceux connus pour déclencher des émotions chez les humains, tels que l'anticipation d'un événement, l'élaboration d'attentes et la capacité d'agir sur l'événement déclencheur, voire de le contrôler.

Tous ces processus cognitifs supposent que l'individu a une représentation fonctionnelle de ce qui lui arrive et du résultat que peut avoir son action. Les études sur l'élaboration d'attentes montrent clairement que la réponse des animaux dépend non seulement de la valeur intrinsèque d'une récompense ou d'une punition, mais aussi de leur expérience vis-à-vis de cette récompense ou punition. Crespi (1942), dans un travail pionnier, a rapporté que les rats parcouraient un couloir plus ou moins rapidement pour accéder à une récompense alimentaire selon que la quantité offerte de cet aliment lors du trajet précédent avait été plus ou moins grande par rapport à la quantité habituellement reçue. Il en a conclu que ces résultats démontraient une forme d'« attente » chez les rats. Les rats ayant reçu une récompense inférieure au niveau attendu étaient « déçus ». Ils étaient donc peu enclins à traverser le couloir une nouvelle fois, tandis que les rats ayant reçu une récompense supérieure étaient « exaltés », et donc fortement motivés pour accéder de nouveau à la récompense. Comme chez les humains, les processus d'évaluation sont donc biaisés par l'expérience émotionnelle des animaux. Ainsi, si

l'évaluation de la situation est quasi automatique, c'est le produit de l'évaluation, c'est-à-dire l'émotion ressentie, qui est perçu consciemment par l'individu.

Selon Leventhal et Scherer (1987), les processus d'évaluation opèrent à trois niveaux en fonction de la complexité de la situation :
– un niveau sensori-moteur impliquant des processus automatiques ;
– un niveau schématique supposant que l'individu mémorise des expériences émotionnelles et impliquant des réponses conditionnées ;
– un niveau conceptuel volontairement et consciemment activé, par exemple en comparant la situation présente avec des attentes.

La soudaineté ne semble exiger que des processus automatiques, alors que la familiarité et la prévisibilité exigent au moins des processus schématiques. Par contre, l'évaluation d'une situation, pour ce qui est des attentes et des possibilités de contrôle, nécessite un minimum de processus cognitifs. En appréhender la signification normative suppose des processus cognitifs de haut niveau.

L'expérience émotionnelle consciente chez les animaux peut également être étayée par les concepts d'« empathie » et de « contagion émotionnelle », particulièrement dans le cas des animaux sociaux. L'expression et la perception des émotions jouent un rôle crucial dans la régulation des interactions sociales (de Waal, 2016). La perception de l'émotion chez l'autre peut déclencher les mêmes émotions chez l'animal récepteur. Ce phénomène, appelé « contagion émotionnelle », constitue le fondement de l'empathie, qui est la capacité d'être affecté par les émotions des autres et de partager celles-ci (cf. section « Les corrélats neuronaux de la conscience »).

Conclusion

Les émotions sont des réactions qui participent aux prises de décision de l'individu et à ses actions sur l'environnement ; l'accumulation d'émotions façonne profondément les fonctions cognitives qui sont à l'origine des émotions. En s'inspirant de cadres conceptuels développés en psychologie cognitive humaine, des expériences novatrices en nombre croissant ont étudié les processus émotionnels chez les animaux. La plupart des espèces animales étudiées dans ces expériences expriment des comportements en lien avec des capacités cognitives élaborées, qui ont des équivalents fonctionnels avec les traitements de l'information définis comme étant conscients chez les humains. Les résultats de ces expériences apportent un large soutien à l'hypothèse que les animaux éprouvent un grand éventail d'émotions, comme la peur, la colère, la déception, l'ennui, le dégoût et aussi la joie, connues pour faire appel à des processus conscients chez les humains. Ainsi, le même gradient de conscience dans les expériences émotionnelles peut être transposé de l'homme à l'animal, selon les processus cognitifs impliqués pour évaluer la situation déclenchante. Les cadres conceptuels inspirés de la psychologie cognitive offrent ainsi des voies prometteuses pour une exploration scientifique de

la conscience chez les animaux. Il est néanmoins nécessaire de mettre en œuvre des méthodes expérimentales qui tiennent compte de la diversité des défis auxquels les animaux font face dans leur environnement.

La métacognition

La métacognition est la « cognition sur la cognition », autrement dit l'aptitude par laquelle un individu acquiert une connaissance de ses propres processus mentaux, ou encore sa faculté d'évaluer l'état de ce qu'il sait. La métacognition revient à pouvoir formuler que « l'on sait que l'on sait », ou que « l'on sait que l'on ne sait pas ». Elle est considérée comme l'une des formes de la cognition les plus complexes et a souvent été considérée comme exclusivement humaine. On parle souvent, quand il s'agit d'humains, de conscience métacognitive. L'étude des capacités métacognitives humaines est principalement basée sur des rapports verbaux. La difficulté chez les animaux non verbaux est de parvenir à évaluer ces aptitudes. Pour la contourner, les scientifiques ont développé des tests comportementaux particulièrement ingénieux. Deux types de tests expérimentaux ont été imaginés : celui qui évalue le jugement métacognitif (la capacité de juger son propre état de connaissance) et celui qui vise à mesurer le contrôle métacognitif (l'aptitude à rechercher des informations lorsqu'un manque de connaissance a été détecté).

Les expériences les plus anciennes ont concerné la première catégorie. Elles sont basées sur la possibilité offerte aux sujets expérimentaux de ne pas répondre à l'exercice qui leur est proposé ou de se retirer d'une situation donnée lorsqu'ils estiment que l'exercice proposé est difficile. En déclinant le choix dans de telles conditions, les sujets peuvent révéler s'ils parviennent à évaluer l'état de leurs propres connaissances et donc leur probabilité de réussir dans la tâche proposée. Ce type de dispositif a été utilisé dans une étude pionnière sur les dauphins par Smith *et al.* (1995), qui a montré pour la première fois la possibilité de capacités métacognitives chez l'animal. Dès lors, la question de la conscience métacognitive chez l'animal n'était plus seulement une question d'ordre philosophique, mais devenait une question que l'on pouvait expérimenter de façon tangible. Après avoir décrit la méthodologie utilisée dans ces expérimentations et détaillé les espèces chez qui elles ont été réalisées, les parties suivantes sont consacrées à l'interprétation des réponses métacognitives ainsi qu'à leurs bases neurobiologiques.

Méthodes d'évaluation de la métacognition chez l'animal

La plupart des tests conçus pour évaluer les aptitudes métacognitives des animaux reposent sur trois types de tâches : la discrimination perceptuelle, l'appariement et la recherche de nourriture.

Le principe de la tâche de discrimination perceptuelle consiste à demander à l'animal de distinguer deux stimulus en fonction de leurs propriétés physiques (généralement auditives ou visuelles). Par exemple, le sujet doit classer un son en fonction de sa fréquence (basse ou haute fréquence). Pour cela, l'animal est généralement placé face à un dispositif présentant deux leviers A et B, un à droite, l'autre à gauche. Un son est émis. S'il estime que le son est de basse fréquence, il doit appuyer sur le levier A, s'il estime qu'il est de haute fréquence, il doit appuyer sur le levier B. Si l'animal donne la bonne réponse, il obtient une récompense alimentaire. L'étude pionnière de Smith *et al.* (1995) chez le dauphin est basée sur cette tâche.

Dans la tâche d'appariement, le sujet est placé devant un écran sur lequel des images s'affichent. Une image A est d'abord présentée au sujet (« l'échantillon »), puis, après un court délai, elle s'efface et deux autres images s'affichent simultanément : l'image précédente et une nouvelle image (la B). Le sujet doit retrouver l'image identique à l'échantillon (A) pour obtenir une récompense. Cette tâche est couramment utilisée chez les primates.

Enfin, le principe de la tâche de recherche de nourriture est de cacher une récompense que l'animal doit ensuite retrouver. Elle a été utilisée chez les primates et chez le geai buissonnier.

Une fois que les animaux ont appris l'une de ces trois tâches, on accroît la difficulté de l'exercice. Pour la tâche de discrimination perceptuelle, les deux stimulus présentés deviennent de plus en plus difficiles à discriminer (comme deux sons de fréquences proches). Pour la tâche d'appariement, on peut allonger le délai entre le moment où l'image A s'efface et le moment où les deux autres images s'affichent pour que l'animal fasse son choix. Enfin, dans le test de recherche de nourriture, l'expérimentateur qui cache la récompense peut la déplacer pour induire de la confusion, ou peut prolonger le délai avant de laisser à l'animal la possibilité de la chercher.

Si le sujet est capable d'évaluer son propre état de connaissance, il est censé pouvoir détecter le niveau de difficulté de la tâche. S'il parvient ainsi à distinguer l'option pour laquelle il est certain de connaître la réponse de celle pour laquelle il doute, il peut agir en conséquence. Selon le moment de l'évaluation (avant ou après avoir fait le choix), cette évaluation est appelée prospective ou rétrospective. Deux types de tests ont été développés pour mesurer chacune de ces formes d'évaluation : le test d'évaluation de l'incertitude et le test d'évaluation de la confiance. Pour l'évaluation du contrôle métacognitif, un test spécifique a été développé : le test de recherche d'indices.

Le test d'évaluation de l'incertitude (jugement métacognitif prospectif), ou comment l'animal est capable de signifier qu'il sait qu'il risque de ne pas donner la bonne réponse

Dans le test de l'évaluation de l'incertitude, le but est de déterminer si l'animal est capable de refuser d'exécuter le test s'il sait qu'il ne sait pas. Pour cela, on donne au

sujet la possibilité d'accepter ou bien de refuser d'exécuter l'une des tâches présentées ci-dessus. On offre en quelque sorte un « joker » que l'animal peut utiliser quand il juge qu'il ne connaît pas la bonne réponse. Pour ce faire, deux nouvelles options sont introduites : X et Y. Si l'animal juge qu'il connaît la bonne réponse, il peut choisir l'option X (généralement en appuyant sur un levier spécifique), puis choisir la réponse. S'il a la bonne réponse, il obtient une grosse récompense, s'il ne l'a pas, il n'obtient rien. En revanche, si l'animal juge qu'il ne connaît pas la bonne réponse, alors il peut appuyer sur le levier Y, le « joker ». Dans ce cas, il obtient, quoi qu'il arrive, une petite récompense — mais une récompense tout de même.

La prédiction est qu'un animal capable d'un jugement métacognitif prospectif appuiera davantage sur le levier X quand il est certain de la réponse, mais choisira le levier Y (le joker) en cas d'incertitude. Le dauphin, le singe rhésus, l'orang-outang, le chimpanzé et le rat ont effectivement davantage choisi le levier Y dans les tâches les plus difficiles, ce qui suggère qu'ils sont capables d'un jugement prospectif métacognitif. Une expérience sur des abeilles a abouti à une conclusion similaire, bien que les auteurs aient proposé des mécanismes associatifs alternatifs pour expliquer ces résultats. Chez les corneilles à gros bec et les singes capucins, les résultats n'ont en revanche pas permis de valider l'hypothèse.

Le test d'évaluation de la confiance (jugement métacognitif rétrospectif), ou comment l'animal est capable de signifier qu'il sait qu'il s'est trompé

Ce test a été conçu pour évaluer une forme de jugement métacognitif rétrospectif : les jugements de confiance (« Suis-je sûr que j'avais raison ? »). Ils sont basés sur les mêmes tests que ceux décrits ci-dessus, à la différence près que le sujet n'a pas la possibilité de refuser la tâche en utilisant le joker : il doit impérativement faire un choix. Mais une fois le choix fait, il peut évaluer à quel point il a bien répondu. Pour cela, après que l'animal a fait son choix, et avant qu'une récompense ne soit donnée, le sujet doit sélectionner l'une des deux options suivantes : l'une est une option à faible risque, l'autre est à haut risque. Si le sujet sélectionne l'option à faible risque, il obtient dans tous les cas une petite récompense, que la réponse soit correcte ou non. Si le sujet sélectionne l'option à haut risque, il obtient une récompense importante dans le cas d'une réponse correcte, mais il n'obtient aucune récompense lorsque la réponse est incorrecte. L'hypothèse est qu'un animal capable de jugement métacognitif rétrospectif va sélectionner l'option à haut risque pour les essais dans lesquels il est sûr d'avoir répondu correctement et l'option à faible risque pour ceux dans lesquels il sait qu'il peut avoir mal répondu. Ce test a été réalisé avec succès chez les macaques rhésus, les corneilles à gros bec, les pigeons et les poules naines. Ces espèces ont utilisé de manière appropriée l'icône de risque, suggérant qu'elles seraient capables de faire des jugements rétrospectifs.

Évaluation du contrôle métacognitif : le paradigme de la recherche d'indices, ou comment l'animal est capable de signifier qu'il a besoin d'informations complémentaires

Dans le test de recherche d'indices, on cherche à savoir si l'animal est capable de demander davantage d'informations avant de répondre, lorsqu'il considère qu'il lui manque des éléments. Le processus de contrôle cognitif va plus loin que celui de jugement métacognitif, car non seulement il implique que l'animal sait qu'il ne sait pas, mais il exige également qu'il agisse en conséquence afin de chercher des informations supplémentaires. Ces expériences sont également basées sur l'un des trois tests utilisés précédemment, mais cette fois, c'est une option de « collecte d'informations » qui est proposée à l'animal avant qu'il n'ait à faire son choix. Si l'animal est capable d'évaluer l'état de ses connaissances, la prédiction est qu'il devrait d'autant plus utiliser cette option qu'il n'est pas certain de son choix, autrement dit qu'il considère la tâche comme difficile. Par exemple, pour la tâche d'appariement, l'expérimentateur omet de présenter l'échantillon A avant de présenter les stimulus A et B et de demander à l'animal de faire son choix. L'objectif est de déterminer si le sujet va choisir de faire directement un choix, ou au contraire va chercher à obtenir plus d'informations avant de faire son choix, grâce à l'option « collecte d'informations » qui permet à l'échantillon A de s'afficher. Ce test de recherche d'indices a été réalisé avec succès chez le geai buissonnier, le macaque rhésus, le macaque à queue de lion, le chimpanzé, l'orang-outang, le pigeon, les singes capucin et rhésus, le rat, le babouin et le macaque. Les résultats ont été interprétés comme montrant l'existence probable d'un contrôle cognitif chez ces espèces.

Interprétation des paradigmes des réponses métacognitives

Les expériences présentées ci-dessus montrent clairement que certains animaux non verbaux peuvent exprimer des comportements suggérant des capacités métacognitives. Ils semblent en effet capables de juger leurs performances cognitives et peuvent même collecter des informations supplémentaires lorsqu'ils sont incertains du résultat de leurs choix. Néanmoins, les processus mentaux sous-jacents à ces aptitudes métacognitives demeurent encore débattus. En effet, des études scientifiques sont actuellement menées afin de vérifier si les réponses métacognitives constatées peuvent être expliquées par des processus associatifs simples n'impliquant pas la conscience ou bien par des processus mentaux conscients.

Certains auteurs postulent que des apprentissages associatifs simples et non conscients pourraient guider les réponses métacognitives observées. Ainsi, dans les tests expérimentaux présentés précédemment, les animaux peuvent apprendre que les stimulus difficiles qui sont susceptibles de déclencher une réponse métacognitive sont en réalité simplement associés à une faible chance d'obtenir la récompense. Une telle association pourrait alors conduire l'animal à décliner le test, à exprimer

la réponse métacognitive considérée, sans que celui-ci ait une réelle représentation mentale consciente de son niveau de connaissance. De la même façon, des stimulus difficiles qui provoquent des réponses métacognitives pourraient être associés à une forte probabilité de punition, puisque lorsque ceux-ci sont présentés, l'animal commet plus d'erreurs et ne reçoit pas la même récompense que lorsqu'un stimulus plus facile a été présenté. Ces interprétations, basées sur des théories associatives qui n'impliquent pas de processus mentaux conscients, semblent suffisantes pour prédire le fait que les animaux déclineront davantage la tâche lors des essais difficiles. Afin de limiter ces possibles interprétations, il a été proposé de tester la capacité des animaux à transférer leurs réponses métacognitives dans des conditions expérimentales nouvelles. Par exemple, si les animaux sont capables d'exprimer des réponses métacognitives avec un jeu donné d'images, il est important de vérifier s'ils les expriment aussi avec un nouveau jeu d'images.

Le comportement du sujet semblerait également pouvoir expliquer certaines performances métacognitives sans impliquer nécessairement la mise en jeu de processus mentaux conscients. Ainsi, dans plusieurs expériences, il a été observé que le temps mis avant d'exprimer une réponse était plus élevé dans le cas des essais difficiles que dans le cas des essais plus faciles. Les animaux pourraient alors utiliser cette information comportementale afin d'émettre leur réponse métacognitive. Ce type de critique a été émis particulièrement dans des expériences où il est demandé à l'animal, à la suite d'un essai, d'exprimer une réponse métacognitive censée évaluer s'il est capable d'estimer s'il a bien répondu ou non. Dans ce cas, l'animal pourrait simplement exprimer sa réponse métacognitive, de façon automatique, en fonction du temps mis à répondre lors de l'essai.

Quelques éléments sur les bases neurobiologiques de la métacognition animale

De nombreuses études d'imagerie cérébrale ont clairement démontré que la métacognition implique chez les humains le fonctionnement des cortex frontal et préfrontal. Ces études confirment l'idée selon laquelle ces régions cérébrales seraient impliquées dans des processus mentaux conscients chez les humains. Pour le moment, chez les animaux, peu d'études ont tenté d'élucider les bases neurobiologiques de la métacognition. Néanmoins, les quelques études publiées suggèrent que les bases neurobiologiques des animaux pourraient être assez comparables à celles identifiées chez les humains.

Ainsi, dans une étude, des rats ont été entraînés à discriminer entre deux choix impliquant un mélange d'odeurs. Lorsque le mélange d'odeurs contenait plus de composé A que de composé B, l'animal obtenait une récompense s'il allait renifler dans un trou placé dans la partie gauche de la cage. Lorsque le mélange d'odeurs contenait au contraire davantage de B que de A, le rat obtenait une récompense lorsqu'il reniflait le trou situé à droite de la cage. Les auteurs ont fait varier la proportion de composés A et B d'un essai

à l'autre. Les auteurs ont observé, grâce à des enregistrements électrophysiologiques, que l'activité de certains neurones du cortex orbito-frontal était plus importante lors des essais difficiles. De façon intéressante, cette activité accrue des neurones enregistrés était constatée après l'essai, suggérant ainsi que ces neurones codaient l'estimation de confiance des animaux, l'évaluation métacognitive des rats.

Dans une autre expérience, des singes ont été entraînés à indiquer dans quelle direction semblaient bouger des points présentés sur un écran. La difficulté de la tâche a été augmentée en jouant sur la durée pendant laquelle les singes pouvaient observer l'écran ou en modifiant la proportion de points qui se déplaçaient effectivement sur l'écran. Les singes pouvaient s'ils le désiraient refuser la tâche. Les auteurs ont observé que les singes le faisaient le plus souvent après les essais difficiles, suggérant à nouveau qu'ils étaient capables d'estimer quand ils pouvaient ou non répondre correctement. Ils ont également observé que l'activation de neurones du cortex pariétal était associée au degré d'incertitude des animaux.

Ces études suggèrent donc que les mécanismes qui sous-tendent la métacognition pourraient être relativement similaires chez les humains et chez les animaux. Néanmoins, des expériences supplémentaires sont nécessaires pour caractériser précisément les processus neurobiologiques impliqués chez les animaux.

Conclusion

Les études présentées dans ce chapitre montrent que des animaux semblent bien capables de réponses métacognitives dont les caractéristiques peuvent être sous-tendues par des représentations mentales conscientes. Toutefois, de nombreuses questions restent encore non résolues. Ainsi, nous ne connaissons pas encore toute l'étendue des aptitudes métacognitives (conscientes ou non) possibles chez les animaux. Nous constatons déjà que ces aptitudes semblent différentes entre les animaux et il convient encore de caractériser finement ces différences. Il est important de souligner que les aptitudes métacognitives ont été principalement démontrées chez des animaux traditionnellement étudiés en cognition animale, comme les rongeurs, les primates, les corvidés et les pigeons. Des expériences restent encore nécessaires pour mettre en évidence l'existence de telles aptitudes chez d'autres animaux comme les animaux de ferme. Grâce aux recherches menées jusqu'à aujourd'hui, nous disposons d'un cadre scientifique solide et de méthodes expérimentales spécifiques pour aborder l'étude de telles aptitudes chez ces espèces domestiques.

Le voyage dans le temps chez les animaux

Le « voyage mental dans le temps » a été théorisé par Tulving (1972). Il permet aux humains d'accéder aux événements, ou épisodes, qu'ils ont personnellement vécus

et de planifier leur futur. Il est différent de la mémoire sémantique, qui concerne le stockage (et le traitement) des informations générales issues de l'expérience acquise au cours de la vie. Ce type de mémoire suppose que le sujet possède un sentiment d'identité et une conscience autonoétique (une connaissance de soi) et donc vit ces événements consciemment. Les humains peuvent également planifier l'avenir en utilisant des événements passés.

Selon certains auteurs, une telle capacité « n'existe que dans les cerveaux humains ». Par exemple, en 2002, Roberts a émis l'hypothèse que les animaux sont « coincés dans le présent ». Il a postulé, comme d'autres auteurs, qu'ils ne peuvent ni se souvenir du passé ni planifier l'avenir comme le font les humains. Pendant longtemps, il a été considéré qu'il n'existait pas de preuve d'une mémoire épisodique chez les animaux.

Cependant, dès 2003, une définition opérationnelle a été proposée qui a permis de postuler fortement que les animaux disposent d'une telle mémoire. Ces expériences consistent à demander à des animaux s'ils peuvent caractériser « quoi, où et quand : QOQ » des événements spécifiques. Cette information complexe doit être intégrée en une seule représentation, être exprimée de manière flexible pour permettre à l'animal de s'adapter à diverses situations et ne pas être innée ou apprise par association.

Clayton et Dickinson (1998) ont fourni la première analyse de la mémoire épisodique chez le geai buissonnier en prenant en compte toutes les critiques présentées précédemment et en y apportant des réponses. Les réponses QOQ ont été évaluées chez ces oiseaux aussi bien par une observation méthodique de leur comportement en milieu naturel qu'en les soumettant à des tests spécifiques en laboratoire.

Par exemple, les geais buissonniers peuvent cacher soit des vers, un aliment périssable qu'ils apprécient, soit des boulettes de nourriture, un aliment moins apprécié mais non périssable. Les geais choisissent de visiter d'abord les endroits où ils ont caché des vers, s'ils sont toujours consommables. En revanche, ils visitent les sites à boulettes si les vers ont été cachés depuis longtemps. Les auteurs ont conclu que les geais utilisent des informations caractéristiques de la mémoire épisodique, et qu'ils sont capables de se souvenir où (les endroits où de la nourriture a été cachée), quoi (vers *vs* boulettes) et quand (période courte *vs* longue). D'autres expériences ont démontré que les oiseaux peuvent utiliser cette forme de mémoire avec souplesse.

Depuis ces expériences pionnières, la mémoire épisodique a été étudiée chez d'autres corvidés également connus pour cacher des aliments, comme la pie bavarde. Elle a par ailleurs été décrite pour d'autres espèces d'animaux. Ainsi, les colibris montrent également des capacités QOQ lorsqu'ils choisissent des fleurs où ils peuvent récolter du nectar, même si les auteurs reconnaissent que ces oiseaux apprennent des règles sémantiques pour se souvenir de l'identité des fleurs préférées. Les chercheurs ont montré l'existence d'une mémoire épisodique chez les rats en utilisant leur tendance

innée à explorer de nouveaux objets. Chez les campagnols des prairies, les mâles optimisent leurs visites aux femelles grâce à leur mémoire épisodique en augmentant de ce fait leur efficacité reproductive. Les porcs se souviennent aussi d'événements et leur performance est compatible avec les capacités liées à QOQ. Enfin, les abeilles expriment des capacités d'intégration de QOQ dans le contexte du butinage.

Rôle de l'hippocampe dans la mémoire épisodique

Comme chez l'homme, le rôle de l'hippocampe a été montré dans les mécanismes neurobiologiques sous-jacents à la mémoire épisodique des animaux. Ainsi, des oiseaux cacheurs de graines présentent un hippocampe plus gros comparativement à ceux qui ne cachent pas leur nourriture. Le vacher à tête brune est une espèce sud-américaine qui, comme le coucou, parasite les œufs d'autres oiseaux. Il lui faut donc de façon fine savoir où et quand ces oiseaux qu'il veut parasiter ont pondu des œufs. Clayton *et al.* (1997) observent que l'hippocampe des vachers change suivant les saisons : il est plus volumineux pendant la saison où ils doivent trouver les nids de ces oiseaux. Ces études suggèrent l'importance fonctionnelle de l'hippocampe pour la mémoire QOQ.

Planifier l'avenir

La capacité à planifier l'avenir est liée à la mémoire épisodique. Dans le cas des animaux, la question est de vérifier s'ils peuvent planifier des scénarios ou faire des anticipations en tenant compte du passé — en particulier du contenu de leur mémoire épisodique. Une des conditions pour conclure est que toute démonstration de planification future devrait être indépendante de l'état de motivation actuel de l'animal. Or des résultats récents semblent confirmer cette hypothèse. Par exemple, les geais peuvent cacher le type de nourriture qu'ils prévoient n'être pas disponible dans le futur. La tayra (ou martre à tête grise), un mustélidé d'Amérique centrale et du Sud, cache des bananes plantains trop immatures pour être comestibles. Elle revient manger cette nourriture quand celle-ci a suffisamment mûri (Soley et Alvarado-Diaz, 2011). La planification du futur semble donc ainsi constatée, puisque la tayra procède à des activités préparatoires pour la consommation ultérieure d'une nourriture pour laquelle elle ne ressent aucune appétence au moment où elle la cache. D'autres travaux avec des mésanges à tête noire et des geais buissonniers sont parvenus à la même conclusion, à savoir que la planification future peut être indépendante de l'état de motivation présent de l'animal.

Plusieurs auteurs ont soulevé la question de la pertinence adaptative de ces capacités. Par exemple, certains expliquent l'incapacité des singes rhésus à manifester une planification future par « la motivation spécifique de l'espèce à diversifier la disponibilité alimentaire ». Chez la même espèce, Hampton *et al.* (2005) ont constaté que les singes avaient un « robuste souvenir de quoi et où, mais pas de quand ».

Conclusion

L'existence d'une mémoire de type épisodique chez des animaux, avec pour résultante l'aptitude à planifier l'avenir, a été récemment suggérée grâce au développement de nouveaux concepts en éthologie et de nouvelles façons de décrire et d'interpréter des comportements. On ne sait pas si ce trait s'est développé *de novo* dans chaque espèce, à la suite d'évolutions spécifiques. Les caractéristiques de la mémoire épisodique des animaux ont de nombreuses similitudes avec la mémoire épisodique chez l'homme, tant du point de vue comportemental que neurobiologique, sans que la preuve formelle de l'homologie soit admise par tous les chercheurs travaillant dans ce domaine. Cependant, certains proposent que la recherche animale sur la mémoire de type épisodique puisse être un outil utile pour l'étude de la mémoire épisodique des humains non verbaux, tels que les nourrissons.

Conscience et comportement social

Les animaux vivent souvent dans des groupes de composition et de taille variables. Certains groupes d'animaux sont des rassemblements d'individus temporairement attirés par la même ressource, comme une nourriture abondante ou un abri. Dans d'autres cas, les animaux se rassemblent en colonies uniquement pour la reproduction ou pour dispenser des soins parentaux. Pour d'autres, dits « grégaires », les individus sont attirés les uns par les autres sans nécessairement développer une discrimination interindividuelle. D'autres espèces forment encore des associations plus ou moins permanentes où les individus sont attirés de manière sélective par des congénères, avec lesquels ils interagissent dans une organisation cohérente, généralement hiérarchisée. Ces différents types d'association interrogent sur la perception de l'autre, sur l'absence ou la possible existence de phénomènes conscients, sur la conscience des autres. Trois concepts principaux ont été articulés dans le contexte de l'analyse comportementale de la sociabilité : les « interactions », les « relations » entre individus, et la « structure du groupe » (Hinde, 1976). Des interactions prévisibles avec des congénères particuliers définissent la relation entre les individus ; et à partir de telles relations émerge ce que l'on appelle la structure sociale du groupe.

Depuis longtemps, les chercheurs se sont intéressés aux mécanismes individuels et collectifs qui sous-tendent le succès des individus dans leur entreprise sociale. Les diverses formes d'organisation sociale et les similitudes ou dissemblances entre espèces ont alimenté une abondante théorisation des processus causaux (Campan et Scapini, 2002). Au XXe siècle, les débats tournèrent, au sein du courant objectiviste de l'éthologie, autour de l'existence de communications basées sur des processus illustrés par les concepts de « stimulus déclencheurs innés » et de schèmes « fixes » de réponses à ces stimulus, là aussi innés. Dans le cas du présent ouvrage sur la conscience chez l'animal, l'interprétation « instinctive », et donc « inconsciente »,

nous paraît avoir guidé ce courant de pensée. Dans cette continuité de pensée, une approche, souvent basée sur des modèles mathématiques, a évalué l'existence de processus auto-organisationnels basés sur des interactions individuelles locales et simples entre membres du groupe, tels que les groupes aviaires, les bancs de poissons ou les sociétés d'insectes (Camazine *et al.*, 2001 ; Bialek *et al.*, 2014). Volontairement ou non, les chercheurs questionnent, là aussi, l'automaticité des réponses. En fait, la modélisation renforce le côté mécanique qui semble très éloigné de l'existence de processus conscients chez les individus de ces grands groupes.

À l'opposé de l'éthologie objectiviste, un fort courant théorique (psychobiologie développementale et psychologie comparée) a émergé en réponse à cette approche de l'« inné », étudiant le comportement social à travers ses causes physiologiques ainsi que par l'expérience et l'apprentissage chez diverses espèces animales. Finalement, un courant cognitiviste actif stimulé par Griffin a « osé » étudier les processus plus sophistiqués, tels que les émotions, la connaissance de soi, la métacognition et la théorie de l'esprit lors des interactions sociales (Griffin, 1976 ; Bekoff *et al.*, 2002).

Un aspect important du concept de relations interindividuelles est le fait que les individus ont besoin de se connaître pour construire un modèle de relation prévisible. En effet, le concept de relation interroge le degré auquel chaque individu peut prédire le résultat des interactions du présent à partir des interactions précédentes, et même planifier les interactions futures dans une stratégie donnée. En d'autres termes, dans quelle mesure les relations impliquent des interactions automatiques et inconscientes, ou alternativement, mais non exclusivement, dans quelle mesure elles dépendent des représentations mentales subjectives et conscientes des partenaires sociaux.

Les individus vivant en groupes importants se comportent-ils comme des automates ?

Dans le contexte de groupes aux effectifs importants, il est difficile, voire impossible, pour un individu de connaître sa position exacte parmi tous ses compagnons. Cela pose la question de savoir si, et comment, un individu perçoit le groupe dans son ensemble. Les théories de l'auto-organisation suggèrent que l'information locale et les interactions au niveau individuel influent sur le comportement de l'ensemble, sans nécessairement engager la perception individuelle de l'ensemble du groupe. Par exemple, les modèles mathématiques appliqués aux groupes d'étourneaux ou aux bancs de poissons prédisent que les individus peuvent détecter un comportement de groupe basé sur des interactions simples telles que l'attraction, l'évitement de la collision et le maintien de la direction. Ces approches computationnelles concordent avec les données d'observation (Bialek *et al.*, 2014). De plus, une minorité d'individus fortement motivés pour s'orienter dans une direction particulière peut influencer l'ensemble du groupe, par exemple en augmentant la vitesse des mouvements. « Le leadership peut se produire en l'absence de connaissance ou de communication sur les besoins des autres

membres du groupe et sans l'hypothèse d'une coopération altruiste » (Conradt *et al.*, 2009). Pour cette raison, certains auteurs ont exclu les interprétations faisant référence à des relations interindividuelles sélectives. Néanmoins, chez certaines espèces, une perception subjective de chaque individu du groupe a également été démontrée : les choix des individus peuvent être modifiés par le contexte et leur connaissance du groupe, suggérant des réponses beaucoup moins automatiques. Par exemple, Hager et Helfman (1991) ont découvert que les poissons tête-de-boule peuvent choisir de s'associer au plus grand de deux bancs de poissons en cas de présence d'un prédateur. De même, Krause *et al.* (2000) ont montré que les individus préfèrent se joindre à des bancs de poissons familiers ou génétiquement apparentés plutôt qu'à des bancs composés exclusivement de congénères inconnus et non apparentés. Des phénomènes similaires peuvent être observés chez d'autres espèces vivant en groupe. Les ongulés comme le mouton préfèrent les troupeaux composés d'individus familiers (Dumont et Boissy, 2000). Les relations interindividuelles de longue durée sont courantes chez les ongulés (Rowell et Rowell, 1993), ce qui suggère que les moutons devraient être étudiés de la même manière que les primates, c'est-à-dire qu'ils devraient être considérés comme des individualités plutôt que comme des « moutons de Panurge » anonymes se comportant comme des automates. En résumé, même si les modèles mathématiques, basés essentiellement sur des évaluations réductionnistes excluant toute référence à la conscience, cadrent bien avec les données de terrain sur les grands groupes mobiles, l'ajustement cognitif des décisions de mouvement semble se produire au niveau individuel. Bode *et al.* (2011) ont déclaré que « les futurs modèles en écologie devraient s'inspirer des observations empiriques et envisager différents mécanismes sur la façon dont les préférences sociales pourraient s'exprimer dans des groupes animaux en mouvement ». La cohérence des groupes sociaux est en effet facilitée par le processus de discrimination d'appartenance au groupe *versus* hors groupe et, éventuellement, de reconnaissance des membres du groupe au niveau individuel.

La reconnaissance individuelle chez les animaux

La reconnaissance implique des connaissances préalables sur un ou plusieurs individus et peut se faire selon des « représentations » et à partir d'un traitement de ces congénères sur un ou plusieurs sens. Ces représentations reposent sur des capacités complexes de perception, de mémorisation et de motivation, et permettent à un individu d'anticiper la nature des relations qu'il entretiendra avec ses congénères et de prédire en quelque sorte leur résultat (Gallistel, 1990). Ainsi, parmi les hyménoptères, les guêpes sociales (*Polistes fuscatus*) forment des colonies saisonnières. Lorsque ces colonies sont établies, une hiérarchie de dominance stable est formée à l'issue de combats, après lesquels l'agression interindividuelle diminue considérablement. Ces guêpes ont des marques colorées à motifs complexes sur la face et l'abdomen. Elles fonctionnent comme des signatures visuelles utilisées dans la reconnaissance individuelle (Tibbetts, 2002). Lorsque

ces marques sont modifiées expérimentalement, les guêpes manipulées sont confrontées à plus d'agressivité de la part de leurs compagnes de nidification que ne le sont les guêpes intactes. Ainsi, ces guêpes se perçoivent différemment et reconnaissent les partenaires de nidification au moyen de leurs marques faciales et abdominales complexes. D'autres exemples illustratifs de reconnaissance individuelle proviennent d'ongulés grégaires domestiques. Coulon *et al.* (2009) montrent que des génisses de races laitières entraînées à discriminer des images de têtes de vaches de différentes races, présentées sous différents angles de vue, regroupent toutes les représentations visuelles d'un même congénère dans la catégorie « même individu ». Les moutons sont capables de reconnaître jusqu'à 50 faces différentes de congénères familiers (Kendrick *et al.*, 1996). Les individus apparentés, comme les individus du groupe ou en dehors du groupe, peuvent être évalués et reconnus par différentes modalités sensorielles. Cette aptitude résulte de l'exposition de l'animal aux membres du groupe au cours de son ontogenèse. Les expériences qui évaluent les sens impliqués sont nombreuses. Les indices visuels sont facilement corrélés aux indices vocaux ou olfactifs. De tels transferts intermodaux sont normaux dans la cognition sociale, conduisant un individu à enregistrer plusieurs signatures sensorielles d'individus ou de catégories de congénères (par exemple, mâle ou femelle, immature *vs* adulte, dominant ou subordonné). Les mangabeys à joues grises (*Lophocebus albigena*), lorsqu'ils sont exposés à des images informatiques de compagnons de groupes familiers et aux vocalisations de l'un de ces individus, identifient plus facilement le visage qui est associé à la vocalisation (Bovet et Deputte, 2009). Cela montre que les mangabeys sont plus compétents pour reconnaître des individus familiers lorsque leur choix est basé sur de multiples indices d'individualité.

En résumé, la capacité à reconnaître des congénères est essentielle pour maintenir des performances sociales réussies et adaptatives. Ces réponses de reconnaissance sociale semblent loin d'être automatiques, issues d'un seul mécanisme inné ou d'un simple réflexe conditionné. Ces capacités sociocognitives impressionnantes sont intéressantes dans le contexte de la discussion précédente sur les rôles des individus au sein de grands groupes sociaux.

Les animaux sociaux ajustent leurs comportements en fonction de leurs connaissances des autres membres du groupe

Des interactions à la relation : la représentation fonctionnelle du partenaire social

La spécificité des interactions sociales réside dans l'influence réciproque que chaque partenaire exerce sur l'autre (Hinde, 1976). Même si les bases des systèmes de communication ont été mises en place au cours de l'évolution, l'expérience mutuelle individuelle basée sur la répétition et l'apprentissage affine la relation (Campan et

Scapini, 2002). La proximité et la synchronisation entre individus particuliers ont été observées chez de nombreuses espèces allant des poissons aux primates.

La relation initiale adulte-jeune (généralement mère-jeune) est la base du processus de socialisation chez de nombreuses espèces de vertébrés. Au cours de leur croissance, les jeunes animaux augmentent le nombre d'interactions sociales, impliquant d'abord la mère, les frères et sœurs, puis les autres jeunes et adultes. Dans la vaste littérature sur les oiseaux, les primates et les ongulés, les individus manifestent des états affectifs (émotionnels) en présence ou en l'absence d'un partenaire, en particulier la mère, caractérisant une relation d'attachement (Cassidy, 2008). Ils peuvent exprimer une détresse comportementale lors d'une courte séparation avec cet individu et de l'apaisement en sa présence. L'attachement est considéré comme un mécanisme interne impliquant la régulation du comportement envers les autres. Dans la théorie de l'attachement, différentes relations d'attachement peuvent exister chez un même individu, mais le lien avec un individu spécifique domine les autres liens. La reconnaissance individuelle, que nous avons soulignée dans la section précédente, est essentielle à la formation de ce processus. Cassidy (2008) insiste sur le fait que « l'objet de l'attachement » peut servir de base solide pour l'exploration de l'environnement. Chez les ongulés comme chez les primates, la présence de certains congénères peut affecter l'exploration de nouveaux objets ou aliments (Nowak et Boivin, 2015). Cette description des relations sociales suggère clairement l'existence de représentations mentales subjectives et fonctionnelles qu'un individu peut avoir de l'autre, qu'il soit humain ou animal. En effet, Vauclair (1992) définit la représentation comme « un phénomène individuel par lequel un organisme structure sa connaissance par rapport à son environnement ». Cette définition s'applique très bien aux relations sociales évoquées. Ainsi, grâce à ces relations, plusieurs rôles adaptatifs s'exercent pour les individus au sein du groupe. Cette constatation ne se limite pas aux comportements affiliatifs. Par exemple, la compétition pour les ressources peut conduire à des interactions agonistiques qui nécessitent une régulation forte pour maintenir la cohésion du groupe. Les relations hiérarchiques sont souvent observées dans des groupes sociaux qui permettent aux animaux de prédire les interactions agonistiques et de réduire leurs conséquences néfastes, tant au niveau individuel que collectif (Veissier *et al.*, 1998).

À propos de la « théorie de l'esprit » chez les animaux

En psychologie comparée, on dit qu'un individu a une « théorie de l'esprit » s'il est capable d'imputer un soi mental à lui-même ou à des congénères (Premack et Woodruff, 1978). En psychologie, cela se réfère à la compréhension de ses propres états mentaux et de ceux des autres : désirs, émotions, croyances, intentions et autres expériences intérieures qui aboutissent à un comportement explicite. Les études suggèrent que les effets du groupe peuvent influencer le comportement d'un individu, ce qui questionne la façon dont un individu perçoit comment les autres sont attentifs à son comportement.

Par exemple, les coqs vocalisent quand ils trouvent de la nourriture en présence d'une poule, mais pas en présence d'un autre coq (Marler *et al.*, 1986). Les hyènes semblent pouvoir distinguer les rangs sociaux de deux individus engagés dans une bagarre (Engh *et al.*, 2005). Elles aideraient le combattant de haut rang, indépendamment de leur propre rang social par rapport à celui des combattants.

Au cours de leur développement, les jeunes animaux construisent des représentations sociales des autres membres de leur groupe. La « théorie de l'esprit » est donc pertinente à tester dans ce contexte, impliquant qu'un individu peut se comporter envers un congénère en fonction de ce que celui-ci voit, entend, ou même « connaît ». Par exemple, un chimpanzé est exposé à la bande vidéo d'un être humain face à un problème ; la bande vidéo est arrêtée avant sa fin et le chimpanzé reçoit une boîte contenant plusieurs photos d'objets, dont l'une est une partie de la solution au problème (Premack et Woodruff, 1978). Le chimpanzé choisit l'objet correct dans la plupart des cas afin d'obtenir une récompense, montrant ainsi une capacité à déduire la nature du problème et ses solutions potentielles. Plus tard, les mêmes expériences ont été menées avec des vidéos de paires de chimpanzés en compétition (dominant et subordonnés), les chimpanzés tirent des connaissances de ce que les individus dominants peuvent et ne peuvent pas voir. Passant en revue trente années d'études sur la « théorie de l'esprit » des chimpanzés, Call et Tomasello (2008) ont suggéré que les chimpanzés comprennent les buts et les intentions des autres individus, ainsi que la perception et la connaissance des autres, et ont affirmé que les chimpanzés ont une « théorie de l'esprit ». Cependant, pour qu'elle s'exprime de façon similaire à celle de l'homme, les chimpanzés devraient comprendre les « fausses croyances », c'est-à-dire les actions qui ne correspondent pas à la réalité. Cela n'a pas encore été démontré.

Les travaux sur les corvidés suggèrent une « intelligence convergente » avec les primates. Par exemple, les corbeaux et les geais sont capables de différencier les concurrents potentiels qui ont eu l'occasion d'observer leur tactique de cache de ceux qui ne l'ont pas eue. Les geais buissonniers sont capables de se souvenir de qui était présent lors des événements de mise en cache antérieurs et d'utiliser des tactiques de confusion et des stratégies de protection de leur cache (Dally *et al.*, 2006). Ces auteurs ont suggéré que ces résultats fournissent des preuves convergentes de « triangulation », c'est-à-dire la conscience d'un tiers et la possession d'une « théorie de l'esprit » chez les animaux. De telles tactiques ne sont pas limitées aux corvidés, car les écureuils gris effectuent également une cache trompeuse, c'est-à-dire « l'utilisation de faux signaux pour modifier le comportement d'un récepteur d'une manière qui profite à un expéditeur » (Steele *et al.*, 2008). Ces mammifères ont caché leur nourriture mais ont également construit des caches factices où aucune nourriture n'était cachée. Cette tactique trompeuse a augmenté avec le nombre d'écureuils qu'ils voyaient présents autour d'eux, ou après que les éthologistes ont subrepticement enlevé la nourriture que les écureuils avaient cachée. Il s'agit là de cas de tromperie tactique, bien qu'ils soient moins élaborés que ceux qui sont bien documentés chez les primates.

Les exemples mentionnés ci-dessus ont porté sur des situations de concurrence entre individus. Cependant, le comportement social inclut également des actions destinées à aider les congénères (Bartal *et al.*, 2011). Chez les humains, les préoccupations empathiques sont les réponses émotionnelles suscitées et congruentes à la détresse perçue d'un autre individu. Chez les animaux, les observations de ce type d'empathie sont des cas isolés, donc souvent qualifiés d'anecdotiques. Cependant, pour tester un comportement motivé par l'empathie chez les rongeurs, Bartal *et al.* (2011) ont placé un rat dans une arène avec un compagnon piégé dans une cage. Après plusieurs séances, le rat libre a appris intentionnellement et rapidement à ouvrir le dispositif de la cage et à libérer son compagnon. Le rat n'a pas ouvert de cage vide ou contenant des objets. Il a libéré le compagnon même lorsque le contact social physique était empêché. Quand l'acte de libérer un compagnon a été récompensé par du chocolat dans une deuxième cage, les deux rats ont partagé le chocolat. Ainsi, les rats se comportent socialement en réponse à la détresse d'un condisciple, fournissant des preuves solides pour des racines biologiques d'un comportement motivé d'aide empathique.

Conclusion

Ces exemples de compétences sociales sont un petit échantillon des résultats obtenus sur un nombre croissant d'espèces étudiées. Les quelques cas présentés avaient pour but d'illustrer les performances des individus sociaux dans leur vie sociale quotidienne. Malgré la grande diversité des protocoles expérimentaux et des espèces étudiées, il existe maintenant un consensus selon lequel les animaux, au moins de nombreux vertébrés, ne réagissent pas simplement aux signaux ou aux comportements visibles des autres, mais utilisent leur expérience passée et leurs relations sociales pour ajuster leurs comportements dans des situations concurrentielles, de protection ou de coopération. Bien que ces études évoquent rarement la conscience des animaux, ces performances caractérisent très probablement différents contenus de conscience en relation avec des enjeux sociaux importants. Ces contenus de conscience nécessitent la maîtrise de moyens plus ou moins élaborés de perception et de communication.

L'étude des relations homme-animal peut-elle apporter un éclairage sur la conscience animale ?

Comme pour l'étude des relations intraspécifiques, l'analyse des relations réciproques que les humains établissent avec les animaux peut être pertinente pour questionner l'existence de la conscience chez ces derniers. Les animaux présentent souvent une grande plasticité adaptative lors des interactions avec leurs partenaires humains. Ils peuvent répondre de façon spécifique à certains humains, s'apaisant ou

bien s'effrayant sur la base de leur histoire commune passée. Ils peuvent au contraire généraliser aux personnes inconnues les réponses qu'ils font habituellement. Toutes ces caractéristiques peuvent être la signature, la résultante d'une conscience. Cependant, là encore, la plupart des auteurs qui étudient ces relations interspécifiques ne discutent jamais explicitement de tels processus sous l'angle de la conscience chez l'animal.

En éthologie, les relations des animaux avec les humains ont longtemps été considérées comme un sujet de moindre intérêt, s'inscrivant difficilement dans un cadre scientifique établi. C'est seulement récemment, avec l'accroissement des études sur la domestication et sur le bien-être animal, que ces relations sont devenues un objet important d'études scientifiques. Certains chercheurs ont alors tenté d'intégrer dans un même cadre de pensée les relations sociales intraspécifiques et les relations entre les humains et les animaux (Hemsworth et Boivin, 2011). Des études récentes sur les émotions des animaux, sur leurs capacités cognitives et sur les relations entre l'humain et l'animal indiquent que les contributions cognitives et émotionnelles de chaque partenaire devraient être prises en compte non seulement pour expliquer les interactions observées entre les deux partenaires, mais aussi pour anticiper les prochaines (Hemsworth et Boivin, 2011). Ces études suggèrent en effet que les animaux impliqués dans la relation perçoivent, interprètent et se souviennent du résultat de leurs interactions avec un individu humain.

Scott (1992) a développé le concept de « socialisation » pour aborder la façon dont les animaux établissent des relations avec les humains au cours de leur vie, comme avec leurs congénères. Les mécanismes d'établissement des relations sociales et les systèmes de communication au sein d'une espèce peuvent présenter des similarités avec ceux d'autres espèces, notamment ceux de l'espèce humaine. Ces similarités favorisent les apprentissages et contribuent ainsi aux échanges d'informations et aux interactions entre individus. Pour exemple, Konok *et al.* (2015) ont observé que les propriétaires de chiens perçoivent un large éventail d'émotions chez leur chien et qu'ils les interprètent de façon en partie similaire à leurs propres émotions. Un certain nombre de propriétaires attribuent aux chiens des émotions traduisant des états « conscients ». Dans l'histoire des relations humain-animal, les prédispositions de certains animaux ont ainsi pu être appropriées par les humains et capitalisées lors d'un processus d'apprivoisement puis de domestication pour engager des relations « positives », notamment à l'occasion d'une exposition mutuelle lors de certaines périodes de la vie (Faure et Le Neindre, 2009). Cependant, quelle que soit la familiarité entre les animaux et les humains qui s'en occupent, il faut aussi bien tenir compte du fait que les relations inter et intraspécifiques diffèrent toujours qualitativement. En effet, des espèces distinctes ne s'appuient pas toujours complètement sur les mêmes signaux sensoriels pour appréhender leurs mondes perceptuels et diriger leurs réponses. De plus, ces espèces expriment des émotions et des processus cognitifs permettant des adaptations différentes. Konok *et al.* (2015) se demandent si, derrière l'homologie anthropocentrée exprimée par de nombreux propriétaires de chiens, ceux-ci ne projetteraient simplement pas leur propre

état conscient vers leur partenaire animal. La construction optimale des relations homme-animal suppose que cet obstacle à la compréhension de l'autre soit au moins en partie levé. Dans cette section, nous résumerons brièvement les recherches concernant les relations entre les humains et les animaux par des exemples qui évaluent ces interrogations, et donc le phénomène de la conscience animale.

Perception de l'humain par l'animal : petite histoire de la psychologie expérimentale et principe de parcimonie

La psychologie expérimentale a utilisé les animaux de façon comparative pour expliquer les mécanismes psychologiques humains. Elle s'est parfois intéressée aux relations entre humains et animaux, avec des exemples restés célèbres dans l'histoire des sciences. Ainsi, il est intéressant de relater la façon dont a été rapportée la perception qu'ont les animaux des humains et les réponses à leur comportement. Le principe de parcimonie, ou encore canon de Morgan (évoqué dans le chapitre 2), fut la règle proposée dans ce contexte pour guider l'interprétation des comportements des animaux face à l'humain. Elle invite à rejeter l'existence de mécanismes cognitifs complexes, voire conscients, là où un mécanisme simple suffit à les expliquer.

Des psychologues expérimentaux ont mis en évidence « l'effet Pygmalion » : les attentes d'un expérimentateur humain lorsqu'il fait effectuer un test comportemental par des animaux peuvent influencer leurs performances (Rosenthal, 1970). Dans leur fameux essai, des étudiants furent avertis au préalable que des rats « intelligents » et des rats « stupides » étaient testés dans un labyrinthe. En fait, les rats des deux groupes, loin d'être issus de souches sélectionnées pour avoir des réponses différentes, avaient été distribués dans les deux lots aléatoirement. Les rats prétendument « intelligents » parvinrent à résoudre une tâche de labyrinthe bien mieux que ne le firent les rats supposés être « stupides ». De fait, en présence de manipulateurs non « avertis », les rats des deux catégories obtenaient des résultats identiques. Les rats se comportaient donc en conformité avec les attentes de leurs observateurs humains. Cette expérience inspira de nombreux travaux en pédagogie dans les rapports entre les attentes des enseignants, les performances de l'élève et sa représentation de lui-même. Elle démontra que l'expérimentateur au contact des animaux devait être « aveugle » par rapport aux hypothèses testées. Ce résultat pose question pour comprendre comment les rats avaient « conscience » des attentes différentes des expérimentateurs.

En rapportant cette étude, Rosenthal (1970) rappela le cas du cheval Hans le Malin observé au début du XXe siècle. Ce cheval avait été formé pour effectuer des calculs arithmétiques par son propriétaire, qui était instituteur et appliquait sur lui les mêmes méthodes pédagogiques qu'avec les enfants. Ce propriétaire employa d'abord des récompenses alimentaires qu'il supprima par la suite. Pour répondre à des questions mathématiques, le cheval avait été entraîné à frapper le sol avec son sabot. Le duo devint célèbre dans le monde entier jusqu'à ce que le psychologue Pfungst vienne

examiner le cheval. Il n'y avait pas de tricherie (« dressage ») de la part du propriétaire, mais Pfungst démontra qu'en fait, Hans le Malin s'appuyait sur des changements dans le comportement (posture, expression faciale) des humains présents au moment précis où ils s'attendaient à la réponse correcte.

Pour en revenir aux rats, Rosenthal (1970) montra que les étudiants avaient eux aussi des attitudes différentes envers les animaux suivant les catégories « supposées » de rats à tester.

L'exemple de Hans le Malin est devenu une illustration paradigmatique du principe de parcimonie de Morgan. Les scientifiques se focalisèrent à l'époque sur la recherche d'un mécanisme comportemental simple de type stimulus-réponse chez le cheval, l'incitant à arrêter de frapper du sabot en adéquation avec la réponse attendue. La présence d'un humain connaissant la réponse, quelle que soit son identité, est apparue essentielle. Les recherches montrèrent que l'humain transmet involontairement ses connaissances à l'animal par des signaux corporels aussi subtils que l'inclinaison de la tête ou l'élargissement des narines. Ces indices humains perçus par le cheval sont très difficiles à saisir par un observateur humain, mais vraisemblablement pertinents dans la communication intraspécifique chez les chevaux. On ne peut cependant, à partir de ce travail, conclure si les résultats font appel à des capacités innées ou s'ils sont exacerbés par l'éducation du cheval ou par des mécanismes d'apprentissage associatif liés à la phase initiale de renforcement alimentaire. McGreevy *et al.* (2009) soulignent que « le fossé dans notre capacité à intégrer le sociogramme équin dans les techniques d'équitation explique certaines des difficultés rencontrées par les deux espèces dans l'équitation et a de profondes implications pour la sécurité des cavaliers et le bien-être des chevaux ». Bien que sous des formes différentes, ces considérations peuvent s'appliquer à l'animal de toute autre espèce lorsqu'il établit une relation durable avec les humains.

Même si ce cas est emblématique du principe de parcimonie, on ne peut que se réinterroger, dans le contexte du présent livre, sur la possible existence de processus conscients associés. Ce fut déjà à l'époque l'objet de débats intenses sur la conscience de Hans. Aujourd'hui, nous serions plus à même de caractériser les capacités émotionnelles et cognitives de Hans le malin lors de ses réponses. Un cheval a une représentation sensorielle composite (physique et comportementale) de l'humain (Hausberger *et al.*, 2008), et les observations sur Hans le malin peuvent aussi laisser penser à de fortes capacités de généralisation. Certes, Hans répondit de façon régulière à des sollicitations humaines, mais il le fit dans de nombreux contextes (lieux, personnes) avec des tâches variées, et surtout sans plus avoir besoin de renforçateurs alimentaires après la période initiale. Les auteurs rapportent que Hans le malin n'aimait pas se tromper, en dépit de l'absence de récompense et en dépit du fait que différents humains aient été impliqués. Le principe de parcimonie apparaît ainsi réducteur pour expliquer la complexité des rapports qu'il avait avec les humains.

Relations animal-humain : quelles représentations du partenaire humain ?

Des animaux aussi différents que les primates, les chiens et les moutons, sont capables de construire des représentations mentales et fonctionnelles de leurs partenaires humains en mobilisant leurs capacités cognitives et émotionnelles. Ces représentions sont composites, fondées sur des processus de discrimination, de mémorisation et de reconnaissance. Elles permettent à l'animal d'attribuer une valeur émotionnelle particulière à la présence ou à la disparition de leurs partenaires humains. Elles sont adaptatives, car elles entraînent des réponses de recherche et d'interactions avec le partenaire. Elles vont vraisemblablement au-delà de processus automatiques et inconscients.

De nombreuses études ont montré que les animaux peuvent discriminer des personnes différentes passives lors de tests de choix. Cela a été montré par exemple dans l'étude récente de Knolle *et al.* (2017) chez des moutons qui réagissaient soit à des personnes physiquement présentes, soit à des photographies d'un visage présentées sous des angles différents. Cette étude montre aussi que ces animaux étaient capables, sans aucun entraînement, de reconnaître leur soigneur familier à partir de ses photographies. En plus d'une capacité à distinguer les humains par leur visage, les ovins adultes peuvent utiliser des indices visuels provenant des vêtements pour identifier les humains avec lesquels ils interagissent (Nowak et Boivin, 2015). Les ovins, comme les chiens, répondent de façon plus particulière à leur soigneur qu'à des inconnus. Cette reconnaissance a été montrée dès 2 jours d'âge chez des agneaux élevés en allaitement artificiel (Prato-Previde *et al.*, 2003 ; Nowak et Boivin, 2015).

Chez les primates et les canidés, les chercheurs se sont fortement intéressés aux compétences que ces animaux ont pour suivre la direction du regard non seulement de leurs congénères, mais aussi de celui des humains. Ils ont aussi observé les réponses à des signaux de communication consistant à pointer, tapoter ou placer un marqueur sur le contenant où la nourriture était cachée (Hare *et al.*, 2002 ; Barth *et al.*, 2005). Ces capacités sont particulièrement développées chez les chiens face à l'humain et très peu chez le loup, même s'il a été élevé par un humain, suggérant un effet de la domestication (Topál *et al.*, 2009). Les primates de nombreuses espèces suivent aussi la direction du regard des humains. Dans des conditions naturelles, une telle compétence permet aux animaux de détecter de la nourriture, des prédateurs, et de suivre les interactions entre des partenaires du groupe. Cependant, comparés aux chiens, les chimpanzés et certains autres primates ont une mauvaise performance dans le choix de l'objet sur la base de tels indices gestuels affichés par les humains (Hare *et al.*, 2002). La capacité des chiens à se fier à ces indices pour essayer de trouver un objet caché est importante (Topál *et al.*, 2009). Les chiens sont aussi meilleurs dans la recherche d'un objet caché lorsqu'ils sont seuls qu'en présence d'une personne envoyant de faux signaux sur la position de l'objet. Comme les bébés de 10 mois et moins, ils ont tendance à suivre des indications humaines même si elles sont fausses. Ces exemples suggèrent une

représentation fonctionnelle chez les chiens de leurs partenaires humains à travers des signaux qu'ils peuvent utiliser pour trouver une cache. Nous sommes donc loin d'une simple réponse prédéterminée ou automatique et donc inconsciente à un stimulus.

Cette représentation est aussi fonctionnelle dans la mesure où les réponses des animaux face à des personnes différentes entraînent des réponses émotionnelles et comportementales particulières envers elles. Les chiens montrent des réponses émotionnelles spécifiques liées à la présence (apaisement) ou à l'absence (recherche, aboiement) de leurs soigneurs (Prato-Previde *et al.*, 2003).

Des agneaux nourris à la main ne se calment qu'en présence d'un soigneur familier après avoir été isolés du troupeau (Nowak et Boivin, 2015). Les chiens sont particulièrement connus pour « accrocher » le regard de leur propriétaire. Quelle représentation ont-ils de la conscience de l'autre ? Les données manquent, mais Nagasawa *et al.* (2015) ont démontré le rôle fonctionnel de l'ocytocine derrière cet échange de regards. Ce mécanisme semble contribuer au développement de liens d'attachement entre l'humain familier et le chien. Plus les humains et les chiens se regardent, plus ils libèrent d'ocytocine. L'ocytocine est connue pour favoriser le calme, en particulier lors des interactions sociales, et renforcer le développement d'une relation affective sécurisante et prévisible ; elle est aussi libérée par exemple chez le rat et le chien lors d'une stimulation tactile positive de la part d'un humain. Les réponses aux humains des animaux tels les chiens ou les moutons ne sont donc pas automatiques. Elles dépendent de la qualité de la relation qui s'est établie entre ces deux partenaires.

Conclusion

Les travaux cités dans cette section mettent en évidence l'impact potentiel de l'expérience subjective des animaux dans la perception qu'ils ont des humains. Ils renforcent également l'intérêt d'un cadre théorique, explorant non seulement les réactions des animaux vis-à-vis de l'humain, mais aussi les interactions entre l'humain et l'animal, construites à partir d'interactions antérieures et basées sur les perceptions mutuelles. Ces travaux mettent en avant le fait que, en sus des prédispositions génétiques, les expériences de vie semblent déterminantes. Des études soulignent que les animaux distinguent les différents partenaires humains, ce qui entraîne des réponses émotionnelles et comportementales souples, prévisibles et cohérentes dans la relation, allant potentiellement de l'évitement au lien. Ceci indique que des processus conscients, plutôt que seulement prédéterminés et automatiques, peuvent se produire dans le développement des relations entre l'animal et un humain. Cependant, les résultats présentés dans cette section n'ont pas été interprétés sous l'angle de la conscience par les auteurs dans leurs publications. En effet, ces études n'étaient généralement pas conçues pour dévoiler un contenu conscient des processus. À l'avenir, les travaux sur les relations entre l'humain et l'animal semblent offrir un cadre prometteur pour questionner efficacement les différents contenus de la conscience

impliqués. En effet, les relations entre l'humain et l'animal pourraient être plus facilement étudiées que la relation intraspécifique et semblent moins supposées être dues à des mécanismes héréditaires. Nous commençons donc seulement à démêler les capacités sociocognitives interspécifiques des espèces les plus proches de nous — en particulier celles des animaux d'élevage, même si ces études gagneraient à être menées de façon plus systématique.

Les corrélats neuronaux de la conscience

La plupart des connaissances actuelles sur les bases neuronales de l'émergence de la conscience ont été présentées en se référant principalement aux propriétés de la conscience humaine et proviennent, pour l'essentiel, d'études menées sur les humains. La question de l'évaluation des contenus de conscience chez les animaux est majoritairement abordée en utilisant des observations comportementales interprétées à la lumière des hypothèses fondées sur les corrélations entre les substrats neuronaux existants chez différentes espèces et leurs performances. Si ces performances sont parfois décrites comme relevant d'un contenu de conscience, la démarche globalement adoptée est bien celle d'une tentative pour identifier les substrats neuronaux qui permettent la présence de ce type de propriété. Pour comprendre les mécanismes et caractéristiques de la conscience, il est fait appel à la neuro-anatomie comparée et à des outils fonctionnels tels que les enregistrements électrophysiologiques, les manipulations pharmacologiques du comportement ou les tentatives de modification de l'expression d'un gène cible. À l'aide de ces approches techniques, un panorama de données se dégage qui permet d'organiser la question de l'existence de contenus de conscience dans le règne animal selon deux principes :
– au cours de l'évolution, les composantes des mécanismes conscients constatés actuellement ont vraisemblablement émergé de processus non conscients, automatiques pour un certain nombre d'entre eux et en des moments particuliers repérables de l'évolution ;
– il est possible d'évaluer le degré de participation d'une structure neuronale et les fonctions associées à la conscience pour un niveau évolutif donné.

En pratique, mettre en évidence le rôle essentiel des flux d'information qui sous-tendent l'émergence de la conscience suppose une approche pour suivre les flux d'informations « ascendantes » ou « descendantes » (voir lexique). Utilisée pour étudier la conscience chez l'humain, cette approche peut être utilement appliquée aux animaux.

Approche descendante (ou *top-down*) de la conscience chez les animaux

Cette démarche est appelée « descendante » (*top-down*), car elle vise à décrire les relations entre les parties supérieures du cerveau (cortex télencéphalique et

thalamus) et les structures neuronales du tronc cérébral chez les animaux. Faisant écho à ce qui est décrit pour la conscience humaine, plusieurs auteurs ont proposé trois principales évidences physiologiques pour souligner l'importance du néocortex et du thalamus vis-à-vis de la conscience animale (Seth *et al.*, 2005 ; Mashour et Alkire, 2013) :

– *modifications de l'électroencéphalogramme (EEG)*. Elles concernent le néocortex. Ces changements de l'activité électrique sont observés dans le néocortex de presque tous les mammifères, mais également dans le cortex du télencéphale des oiseaux, par exemple lors du passage de l'état d'éveil à des niveaux de conscience diminués. Ces changements indiquent que l'activation des neurones du néocortex est fonction du niveau d'éveil. Cette observation est utilisée pour étayer l'idée que l'activité cérébrale neuronale (en particulier celle du néocortex télencéphalique) est une nécessité pour qu'il y ait conscience. Cependant, on peut faire valoir que ces changements reflètent simplement un état d'éveil ou de vigilance corrélé à la capacité d'accéder à un niveau particulier de perception. En ce sens, les modifications de l'EEG peuvent impliquer d'autres processus fondamentaux de la conscience, plutôt que d'être simplement comprises comme signe du niveau d'éveil du sujet ;

– *activité des boucles thalamo-corticales*. La conscience semble spécifiquement liée aux interactions entre le thalamus et le cortex. Aussi, les structures cérébrales médianes du diencéphale, du mésencéphale et du tronc cérébral apparaissent comme cruciales pour garder le cortex en état d'éveil, alors que les régions corticales sont plutôt le siège de l'activité de modules fonctionnels cognitifs particuliers qui participent aux contenus de l'expérience consciente ;

– *l'activité consciente est corrélée à une activité cérébrale généralisée*. Liée aux apports sensoriels, la diffusion de l'activité corticale est associée à des rétroactions locales multiples ou récurrentes, suivies peu après par un retour d'activité sur de longues distances, depuis des zones antérieures et/ou postérieures (« voies horizontales »). Ces connexions à longue distance sont considérées comme particulièrement importantes dans les mécanismes sous-jacents à la conscience (Singer, 1993). La direction des flux horizontaux d'activité neuronale est importante pour comprendre le traitement sous-jacent à un contenu particulier de conscience. Par exemple, les flux de traitement d'information allant des zones postérieures vers les zones rostrales (*feed-forward*) sont associés à des traitements sensoriels. Ce phénomène peut se produire en l'absence d'amorçage de conscience, par exemple sous anesthésie générale. En revanche, le traitement de l'information dans la direction inverse (rostrale à caudale, rétroaction ou *feed-backward*) est supposé associé à l'expérience consciente elle-même.

Cet ensemble de données suggère que le néocortex est un acteur majeur de la conscience chez les animaux. Néanmoins, des études plus focalisées ont permis de mieux comprendre l'implication :

– des circuits corticaux du télencéphale, y compris ceux associant les noyaux thalamiques (boucles thalamo-corticales) ;

– des circuits réticulaires du tronc cérébral (mésencéphale).

Ces circuits du tronc cérébral constituent le cœur des structures somato-sensibles nécessaires au déclenchement de la fonction excitatrice diffuse généralisée initiée dans la formation réticulée. Ils agissent pour Parvizi et Damasio (2001) comme une « porte pour que le noyau dur de la conscience émerge ». En conséquence, il est désormais acquis que la propriété appelée « conscience » est une propriété émergente à partir de composants et d'interactions multiples. Selon une conception plus précise, la conscience implique que différents contenus et niveaux de conscience coexistent ; ils ne se limitent pas aux aspects « plus élaborés » que sont la conscience de soi ou le soi narratif, trop souvent considérés dans les études psychologiques anciennes comme les seules dimensions de la conscience humaine.

Le consensus actuel est que la conscience, indépendamment de ses niveaux et de ses contenus, est bien une propriété qui émerge d'une organisation cérébrale particulière. L'architecture neuronale sous-jacente implique l'existence de circuits télencéphaliques corticaux, de boucles thalamo-corticales associées et de l'étage réticulaire du tronc cérébral mésencéphalique qui est une structure fondamentale conditionnant l'éveil généralisé du cerveau ; tous ces composants sont communs à tous les mammifères. L'existence de ces éléments peut être évaluée chez d'autres vertébrés. C'est ainsi qu'une étude chez des perroquets et des oiseaux chanteurs a mis en évidence l'importance du nombre de neurones dans les parties dorsales du télencéphale ; ce fait a été interprété comme un moyen d'augmenter la capacité globale de traitement, étayant ainsi la conception selon laquelle ces oiseaux possèdent le substrat nécessaire à une complexité cognitive et comportementale élevée (Olkowicz *et al.*, 2016). Toutefois, l'analyse de ce type de donnée ne permet pas de résoudre la question des contenus de conscience associés à des performances cognitives relativement complexes. La possibilité que de telles performances puissent exister en l'absence de conscience réflexive reste une hypothèse envisageable.

De plus, l'affirmation que la conscience émerge d'une organisation cérébrale spécifique aux mammifères ignore un fait important de l'évolution des différents systèmes nerveux : des structures, absentes chez des espèces éloignées des mammifères ou des oiseaux, comme celles de certains invertébrés, pourraient éventuellement exercer des fonctions similaires à celles des mammifères. On pourrait argumenter que seul le bulbe olfactif est pertinent pour certaines capacités cognitives et que, par conséquent, cette capacité serait la marque des vertébrés dotés de bulbes olfactifs. Ce faisant, on ignorerait le fait que les insectes possèdent un lobe antennaire à architecture glomérulaire, dont le rôle est très semblable à celui observé chez les vertébrés. Cette structure effectue des processus d'encodage des odeurs semblables à ceux des bulbes olfactifs des vertébrés.

Ce type de raisonnement souligne le besoin de considérer soigneusement les architectures neuronales propres à chaque espèce, plutôt que de définir de grandes frontières entre elles selon qu'elles appartiennent à une région spécifique du cerveau.

Approche ascendante (ou *bottom-up*) de la conscience chez les animaux

Cette démarche est appelée « ascendante » (ou *bottom-up*), car elle concerne des flux d'information partant par exemple du cortex primaire vers des cortex associatifs/intégrateurs, sièges d'une grande complexité de traitement des informations. La mise en évidence du rôle du tronc cérébral réticulaire ascendant comme structure primaire d'activation de l'ensemble de l'encéphale démontre le rôle fondamental de processus actifs d'excitation pour générer des niveaux de conscience correspondant à l'éveil. Un certain nombre de structures anatomiques du tronc cérébral, mésencéphale et diencéphale envoient des axones à longue portée dans l'ensemble du cortex télencéphalique. Ces neurones augmentent l'excitabilité des neurones cibles et génèrent l'environnement neurochimique cortical compatible avec la forte demande énergétique liée à l'activité d'un grand cortex qui sous-tend de multiples fonctions, dont la conscience (Lydic et Baghdoyan, 2005). Le rôle de l'éveil dans la régulation des niveaux de conscience peut être observé en comparant un état d'éveil complet aux états de conscience diminuée (sommeil, coma ou anesthésie) (Laureys *et al.*, 2004). Les recherches actuelles analysent la façon dont ces circuits excitateurs interviennent dans les processus conscients, principalement par des mécanismes de facilitation.

Les études actuelles sur la vie émotionnelle des animaux montrent que les réactions affectives des animaux et des humains sont élaborées par des structures cérébrales similaires (Panksepp, 2011). Plutôt qu'un effet de pression sélective aboutissant à la construction d'une représentation neuronale du monde extérieur, la conscience pourrait être conçue comme une conséquence indirecte d'émotions primaires, également nommées « émotions primordiales », qui sont toutes fondamentales à l'adaptation et à la survie. Selon l'hypothèse de Denton (2005), la pulsion déclenchée par une émotion primordiale/primaire génère une réaction d'excitation propagée à tout l'organisme et prépare simultanément le cerveau à la commande coordonnée de diverses actions.

Le comportement de base d'un organisme étant motivé par la nécessité physiologique fondamentale de maintenir l'homéostasie, les besoins fondamentaux associés à l'eau, l'air, le sel, la nourriture et la reproduction, y compris des comportements associés comme les soins maternels ou la nidification, peuvent être considérés comme les points de départ de processus d'évolution aboutissant à des cerveaux élaborant des états conscients. Une telle proposition concerne tout autant les émotions primordiales aversives ressenties lors de la douleur (voir l'expertise scientifique collective Inra *Douleurs animales*, Le Neindre *et al.*, 2009 ; 2014).

Une autre approche de la conscience chez les animaux

Pour identifier les composants et le(s) niveau(x) de conscience chez les vertébrés, le point de départ a souvent été de rechercher des caractéristiques fondamentales déjà

répertoriées pour la conscience chez l'homme. Ce type d'approche implique d'identifier l'apparition d'éléments susceptibles de construire les bases fonctionnelles d'une image neuronale réflexive du corps. Cependant, la possibilité de déduire les structures et activités neurales équivalentes (homologues) associées à des dimensions signant l'existence d'un contenu de conscience chez les animaux n'exclut pas la possibilité qu'un contenu de conscience « équivalent » ait pu aussi émerger au cours de la phylogenèse, mais sur des bases cyto-architecturales différentes.

La recherche de corrélats neuronaux des contenus conscients peut être menée rationnellement selon une perspective phylogénique faisant référence aux dimensions connues de la conscience humaine. Dans le cas présent, il peut être éclairant de se référer aux composantes fonctionnelles du « soi », proposées par Damasio (2010), et de tenter de repérer les similitudes ou les différences entre humain et animaux :
– le niveau fonctionnel primaire, appelé *proto-soi*, est défini comme la forme la plus ancienne de représentation cohérente du monde (milieu de vie) et du corps. Les représentations élaborées à ce niveau correspondent aux cartes fonctionnelles décrites chez nombre d'organismes qui sont équipés d'un encéphale. Ce niveau d'organisation permet à l'organisme de contrôler les aspects fondamentaux de la vie (viscérale et motrice). Il constitue le niveau organisationnel qui assure la coordination de toutes les sensations, émotions primordiales comprises. On peut avancer que le proto-soi est probablement présent chez la plupart des animaux, y compris chez certains invertébrés dotés d'un système nerveux capable de coder des aspects complexes de l'environnement et d'organiser les réponses hiérarchisées adaptées ;
– le second niveau fonctionnel, appelé *soi central* (ou *core self*), est à l'origine d'un sentiment « d'appartenance », c'est-à-dire que « ce corps qui ressent, appartient à l'acteur des actions en cours. Les composantes sont préréflexives, implicites et constituent vraisemblablement la base des aspects implicites de sa propre expérience » (Damasio, 2010). Ce moi de base est en lien étroit avec le système qui génère les états émotionnels (affects). Cette forme de représentation du soi et du monde (milieu de vie) doit nécessairement impliquer un sens de la temporalité, par exemple lorsque deux représentations opèrent au même moment, dans le présent. Ce second niveau est probablement présent chez de nombreuses espèces de vertébrés.

Sur la base des architectures neuronales et des données comportementales et physiologiques, il a été avancé que le second niveau pourrait également être présent chez les insectes (Barron et Klein, 2016). Seuls certains mammifères et oiseaux seraient dotés d'une connaissance développée du monde faisant appel à une mémoire de type sémantique. Ces espèces montrent qu'elles peuvent faire preuve de souplesse dans l'utilisation de telles informations. Certains poissons, reptiles et oiseaux peuvent encoder les caractéristiques de l'environnement dans des « représentations », ou « cartes mnésiques ». Relevant également du second niveau fonctionnel, des représentations spatiales existent chez les abeilles mellifères, capables de parcourir de longues distances et de retourner à la ruche. Plusieurs observations concourantes

ont mis en évidence l'existence de raccourcis ou l'apparition de nouvelles routes, qui soutiennent cette idée. Chez les vertébrés, la représentation spatiale est codée et stockée dans une structure du télencéphale, l'hippocampe, alors que chez les poissons téléostéens dépourvus de véritable hippocampe, il est proposé que le *pallium* latéral assure une fonction similaire (figure 3). Même chez les insectes, on peut trouver un corrélat neuronal à la représentation spatiale ; chez la mouche des fruits, la structure cérébrale concernée est le complexe central.

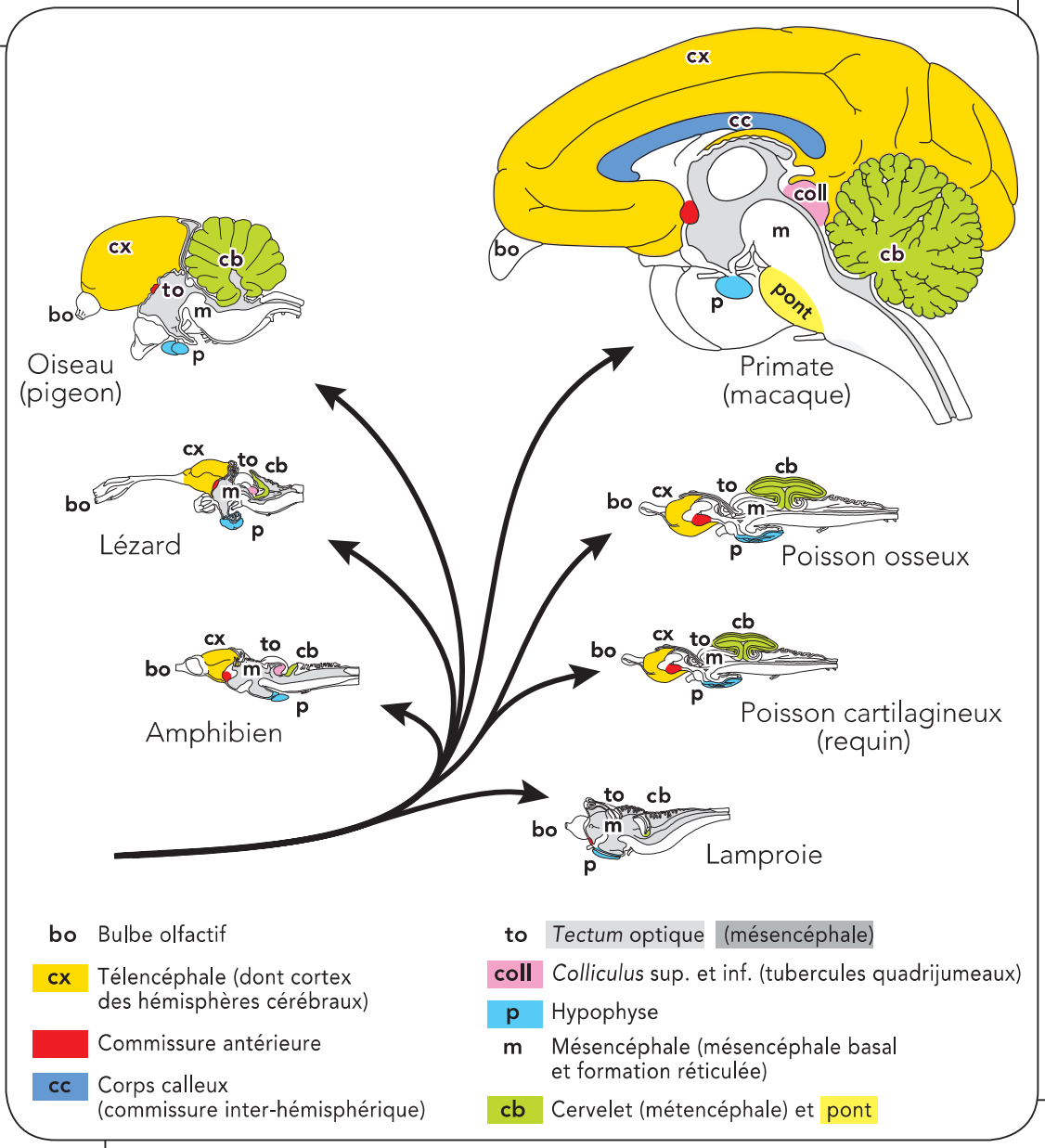
Les manifestations comportementales associées au proto-soi et au soi central semblent être présentes chez la plupart des espèces de vertébrés. Elles ont été suggérées par certains auteurs chez certains invertébrés.

Il existe deux autres dimensions fonctionnelles d'un soi dont l'existence même fait encore débat pour la plupart des animaux, les preuves expérimentales de leur existence n'ayant pas encore été établies. Ces deux composants sont :
– *la conscience de soi*. Elle a été initialement étudiée dans des études de psychologie du développement et de psychologie comparative en utilisant des tests de reconnaissance dans un miroir. Ces études ont exploré comment les bébés humains, certaines espèces de primates et d'oiseaux, et même quelques mollusques, peuvent réagir à des changements subrepticement introduits dans leur image, reflétés dans un miroir. Ce test a été utilisé avec des résultats positifs chez plusieurs espèces de vertébrés (chimpanzés de plus de 28 mois, orangs-outangs, macaques, dauphins, éléphants, corvidés). Cependant, il existe un débat sur la validité de ces tests qui, pour certains, ne fourniraient pas de preuve définitive de présence ou d'absence de reconnaissance de soi (de Veer et van Den Bos, 1999) ;
– *le soi narratif*. Plusieurs auteurs font référence à cette notion en tant que capacité à manipuler des souvenirs de type épisodique (cf. section « Le voyage dans le temps chez les animaux »), considérés comme unificateurs d'un « soi » selon une histoire singulière cohérente. Les conditions préalables au développement d'un soi narratif complet peuvent inclure le langage et une architecture neuropsychique permettant aux individus de voyager mentalement dans le temps (Corballis, 2013). Une telle architecture permet non seulement de connaître et de rappeler les événements passés (mémoire autobiographique), mais aussi d'imaginer des événements futurs possibles. La capacité à voyager mentalement dans le temps semble être portée par plusieurs ensembles neuronaux impliqués dans la mémoire (hippocampe) ou dans la perception consciente de soi (régions préfrontales, pariétales médianes).

Les composantes fonctionnelles qui sous-tendent la construction d'une représentation du monde et du corps ont des substrats neurobiologiques étudiés avec les outils de l'expérimentation, tant chez les humains que chez les animaux.

Schématiquement, on peut regrouper les constituants anatomiques du cerveau des vertébrés en système basal et en cerveau antérieur :
– *le système basal sous-cortical* comprend la moelle épinière, le tronc cérébral, le

Figure 3. Représentation schématique de l'évolution de l'encéphale de quelques vertébrés (coupes sagittales médianes).



Source : J. Servière, schémas individuels modifiés à partir de données rassemblées dans la plate-forme ACCES phylogenèse : http://acces.ens-lyon.fr/acces/thematiques/neurosciences/actualisation-des-connaissances/phylogenie-et-evolution-des-systemes-nerveux/ressources/ressources).

Les sept encéphales de vertébrés présentés correspondent à sept étapes évolutives.

Pour des raisons de commodité de lecture, les échelles respectives des encéphales sont différentes.

– Chez les poissons et les amphibiens, l'ensemble du cerveau reste organisé selon un axe antéro-postérieur rectiligne avec un télencéphale réduit, essentiellement consacré au traitement des informations d'origine olfactive ; le toit optique constitue l'essentiel du mésencéphale.

– Chez les oiseaux, il y a développements différentiels du *tectum* (toit) optique, du télencéphale et du cervelet, avec apparition de flexures de l'encéphale (perte de l'organisation rectiligne) dues à un développement encéphalique contraint par le volume intracrânien sphérique.

– Chez les mammifères, il y a un grand développement différentiel du cortex télencéphalique qui recouvre les parties dorsales de l'encéphale, différenciation du *tectum* optique en *colliculi* antérieur (visuel) et postérieur (auditif), agrandissement du cervelet et flexures plus nettement marquées.

cervelet, l'hypothalamus, les noyaux thalamiques centraux (réticulaire) et les parties les plus phylogénétiquement anciennes du télencéphale ;
– *le système du prosencéphale* comprend des parties phylogénétiquement plus récentes comme le thalamus, les ganglions de la base et les hémisphères corticaux cérébraux (parties médianes et latérales).

Le système du cerveau antérieur est développé chez les vertébrés hors les poissons, bien qu'avec des degrés divers de complexité, inférieure chez les amphibiens et les reptiles par rapport aux oiseaux ou aux mammifères. Seul le système sous-cortical basal est bien développé chez les poissons (figure 3).

Ainsi, on peut proposer pour tous les vertébrés l'existence d'une « conscience primaire », conçue comme l'équivalent d'un proto-soi et d'un soi central. Une telle conscience primaire semble déjà présente chez les espèces dotées d'un système nerveux constitué essentiellement du système sous-cortical basal (cas des poissons) (Chandroo *et al.*, 2004). Pour les mammifères, il est établi que les structures sous-corticales basales jouent un rôle important dans la représentation de soi et du monde (Ward, 2011).

La fonction principale des régions cérébrales sous-corticales, y compris l'ensemble des structures du tronc cérébral, est de coordonner et de contrôler le segment céphalique, mouvements oculaires compris, et les segments corporels. Ces régions comprennent des zones cérébrales phylogénétiquement anciennes, comme les groupes neuronaux centro-médians, regroupées sous l'appellation « zone grise périaqueducale ». Cette structure est d'une importance fondamentale pour l'intégration émotionnelle et motrice, car elle coordonne une grande variété de comportements déclenchés par des émotions telles que défense, agression, reproduction, émissions sonores ou douleurs ; elle est présente des poissons jusqu'à l'homme (Panksepp et Northoff, 2009 ; Damasio, 2010 ; Merker, 2013).

Trois autres structures du mésencéphale et du tronc cérébral jouent des rôles essentiels dans le développement des contenus primaires de conscience :
– *l'hypothalamus,* principalement impliqué dans la surveillance homéostatique des états corporels (faim, soif et thermorégulation), des états émotionnels, et dans la régulation et l'intégration d'états motivationnels primaires de comportements orientés vers un but physiologique immédiat ;
– *les noyaux thalamiques centraux,* en particulier le noyau réticulaire thalamique, qui sont supposés être impliqués dans le maintien du proto-soi ou des consciences primaires ;
– *le toit du mésencéphale* (*colliculus* supérieur ou *tectum* optique), qui représente une station d'intégration multisensorielle où sont générées des représentations (cartographies fonctionnelles/simulations) du monde environnant.

Le toit du mésencéphale des vertébrés, ou *tectum* optique, forme, avec l'hypothalamus, le méso-diencéphale, une structure aux fonctions intégratives majeures chez tous les vertébrés. À noter que le *colliculus* supérieur présent chez les mammifères, ou le

tectum optique des oiseaux, joue un rôle particulier chez les poissons : il contrôle les mouvements oculaires, qui sont probablement les mouvements les plus complexes observés chez ces espèces. La matière grise périaqueducale (PAG) est une structure mésencéphalique complexe qui entoure l'aqueduc cérébral. Elle est intimement liée aux couches colliculaires profondes et fait partie du système moteur émotionnel. Chez les mammifères, la PAG reçoit plus de la moitié des fibres ascendantes associées à la perception de la douleur. Elle est fortement liée aux structures du système sous-cortical basal (hypothalamus, amygdale, noyaux de raphé et *colliculus* supérieur) ainsi qu'aux structures du groupe prosencéphale (*insula* et cortex cingulaire).

Des preuves anatomiques, physiologiques et comportementales suggèrent que le système sous-cortical basal est à l'origine d'une autoreprésentation du corps. Ce système, présent chez tous les vertébrés, est constitué de circuits neuronaux assurant des connexions réciproques entre le tronc cérébral, les noyaux thalamiques centraux et les zones corticales phylogénétiquement anciennes.

Ces connexions permettent des interactions ré-entrantes, considérées comme le substrat de la conscience primaire et du proto-soi (Edelman et Tononi, 2000). Les structures du tronc cérébral sont organisées de manière à pouvoir réaliser des intégrations multimodales des divers types de stimulus sensoriels. Ces structures s'avèrent donc capables de générer des représentations multisensorielles du soi et du corps (Luque *et al.*, 2005). Les groupes neuronaux du tronc intègrent à la fois des indices du milieu naturel (sélection de la cible), du corps (sélection de l'action) et des besoins intégrés en une « motivation à agir » pour optimiser les décisions.

De plus, il faut rappeler que le *colliculus* supérieur est la seule structure extérieure au cortex cérébral où des oscillations électriques rapides peuvent être enregistrées. Ce type d'activité est reconnu chez l'homme pour être associé à la perception consciente des stimulus. Chez les poissons téléostéens, des lésions expérimentales du *tectum*, sans toucher au *pallium*, entravent l'utilisation des stratégies d'orientation spatiale autocentrées et entraînent une profonde désorganisation des schémas exploratoires.

Ces données rappellent également des observations cliniques d'humains anencéphales, capables de manifester des états de « conscience minimale » telle qu'attestée par la possibilité d'interagir affectivement avec des familiers (Merker, 2007).

Le groupe anatomique sous-cortical basal semble pour sa part à même de générer une représentation élémentaire du milieu de vie et du soi chez les animaux mobiles. On notera en particulier ici que le *colliculus* supérieur et le noyau périaqueducal gris pourraient ainsi être impliqués dans la formation d'une conscience corporelle primaire, cruciale pour construire une représentation de son monde (Damasio, 2010).

Ainsi, il est à présent assez manifeste que la conscience émotionnelle est une propriété émergente de circuits sous-corticaux que les humains partagent avec d'autres espèces (Solms et Panksepp, 2012).

Conclusion

Plusieurs grandes tendances émergent de cette revue de données sur les processus et les structures neuronales impliqués dans l'émergence de différentes dimensions de la conscience.

Comme indiqué au chapitre 3, la conscience n'est pas un phénomène homogène unique. Les tentatives pour associer une dimension de la conscience à une structure unique ou à un réseau donné s'avèrent difficiles et souvent contre-productives quant à leurs applications pratiques.

Contrairement aux observations cliniques chez l'homme, où le témoignage verbal est possible, il existe peu d'études comparatives destinées à établir un lien direct entre des performances comportementales interprétées comme signe de conscience pour une espèce donnée et les substrats neuronaux correspondants. Aussi, bien souvent, c'est en se référant aux corrélats neuronaux des performances cognitives conscientes chez le sujet humain que des performances cognitives sont interprétées comme signe de conscience ; c'est le cas chez quelques primates et des rongeurs. Les données sur les animaux de ferme restent très parcellaires, cependant certains corrélats neuronaux fonctionnels de base, communs aux mammifères, peuvent être décrits.

Rappelons enfin que pour ce qui concerne les substrats anatomiques, chez les mammifères, ce sont le plus souvent les zones corticales télencéphaliques pour lesquelles les hypothèses d'implication directe dans des manifestations conscientes semblent les plus étayées. Ces zones du cortex du télencéphale sont liées aux autres parties du cerveau *via* :
– *des voies horizontales*, assurant la diffusion de l'information entre les différentes aires corticales. Elles sont impliquées dans des fonctions d'anticipation et de rétroaction ;
– *des voies verticales*, correspondant essentiellement aux boucles cortico-thalamiques. Ce sous-ensemble de boucles de rétroaction semble être une condition *sine qua non* pour atteindre des caractéristiques conscientes de haut niveau, comme par exemple le « soi narratif » chez l'humain.

En dehors du cortex, les noyaux du mésencéphale, présents chez tous les vertébrés, sont également impliqués dans des dimensions de base de la conscience, ils agissent comme un « processus de passerelle » avant que des fonctions plus complexes puissent être réalisées. Chez les oiseaux et les poissons, les structures fonctionnelles substitutives équivalentes au cortex sont probablement représentées par le *pallium* télencéphalique ou par le *tectum* mésencéphalique. Ainsi, les structures du mésencéphale pourraient être homologues à celles du cortex des mammifères. Cependant, la pertinence des homologies de structures cérébrales reste à évaluer.

En plus de ces caractéristiques architecturales, il convient de rappeler que deux mécanismes neurophysiologiques spécifiques et fondamentaux (décrits au chapitre 3) sont fortement associés à toute apparition de manifestation de conscience, il s'agit

de la synchronisation des activités neuronales entre différentes structures cérébrales et des rétroactions neuronales à chaque niveau du traitement de l'information. Ces deux composantes devraient pouvoir être retrouvées chez les représentants des grands groupes d'espèces animales, cependant les démonstrations expérimentales restent à établir.

Pour conclure

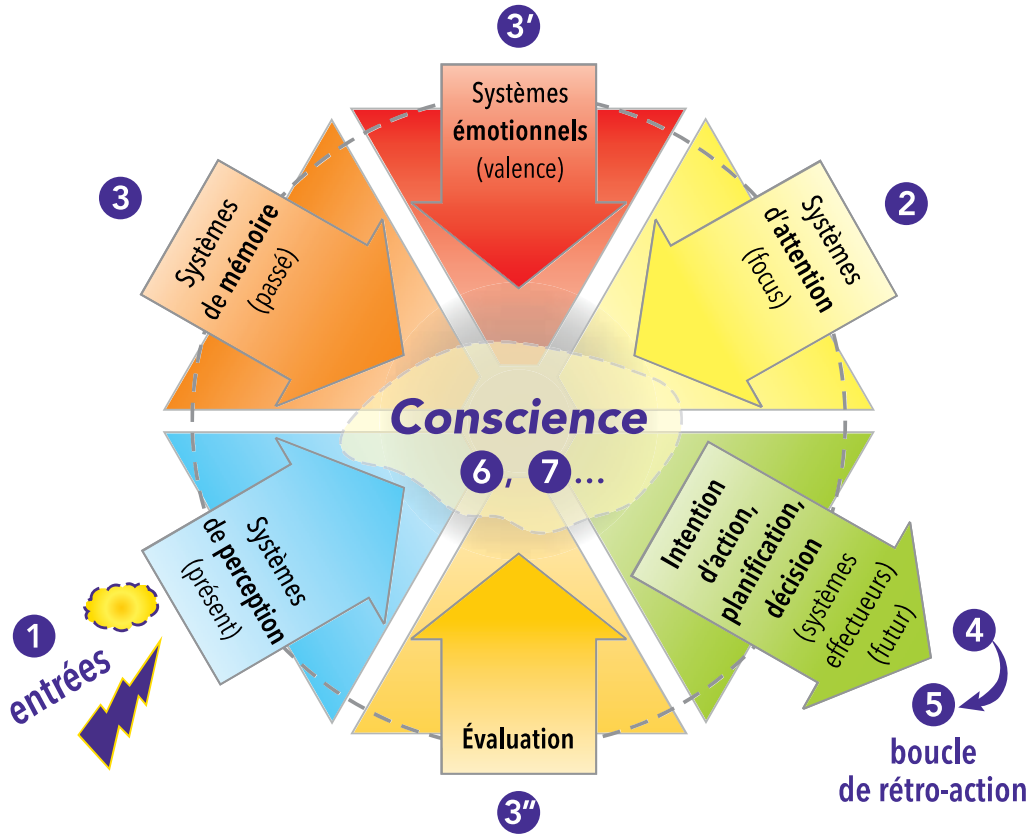
Dans ce chapitre ont été présentés différents aspects des capacités cognitives et psychologiques des animaux en relation avec la conscience, ainsi que les caractéristiques neurophysiologiques qui leur sont associées. L'analyse des données obtenues sur les animaux et publiées dans la littérature scientifique s'est appuyée sur des concepts validés chez l'homme. Cette analyse porte principalement sur les contenus de conscience. Nous nous sommes focalisés sur des données concernant les comportements relevant de différents champs psychologiques ou cognitifs : ceux en lien avec les émotions, la métacognition, la mémoire épisodique, la sociabilité et les relations homme-animal. À partir de la compilation de ces éléments, une analyse des données nous a conduits à suggérer l'existence de contenus de conscience différents selon les espèces animales considérées. En complément de cette analyse, nous avons apporté des informations sur les principales structures neuronales potentiellement impliquées dans ces processus conscients chez les différentes espèces animales. Chez les vertébrés, il faut noter l'importance du cerveau antérieur et du système sous-cortical basal qui semble jouer un rôle critique dans le développement de processus conscients. Cependant, chez les invertébrés, qui ne possèdent pas ces structures cérébrales, il ne faut pas exclure l'existence de toute capacité de traitement conscient d'informations sur le milieu de vie ou l'état corporel des individus. Les architectures neuronales étant très différentes, le repérage des homologies de structures et des homologies fonctionnelles est délicat. Il n'est pas exclu que des organisations différentes du système nerveux central puissent conduire à l'existence de contenus de conscience.

L'analyse qui a été conduite ne démontre pas de manière formelle la présence de conscience chez les animaux, toutefois l'ensemble des données analysées supporte l'idée que des contenus de conscience sont présents chez certaines des espèces animales étudiées.

Tous les contenus de conscience revus dans ce chapitre sont basés sur des compétences perceptuelles, attentionnelles, mnésiques et émotionnelles. Tout comme chez l'homme, ces contenus peuvent être présentés chez les animaux comme l'activité coordonnée de différentes compétences qui interagissent autour d'un noyau central. Ainsi, à la réception d'un stimulus extérieur, plusieurs « couches fonctionnelles » sont activées et interagissent entre elles pour aboutir à la production d'une interprétation conduisant à une intentionnalité autocentrée de la part de l'individu et à l'expression d'actions

conscientes. La conscience peut alors être conçue comme un système dynamique, un produit de l'interaction de compétences cérébrales qui permet d'aboutir à un objectif cohérent et adapté au défi posé par une situation nouvelle (figure 4). Ces processus conscients « accompagnent » l'émergence de réponses qui présentent une plus grande complexité adaptative que la simple addition des réponses séparées de chacune des couches fonctionnelles identifiées.

Figure 4. Représentation fonctionnelle schématique des systèmes neuronaux impliqués dans le processus d'émergence de phénomènes conscients.



Source : J. Servière inspiré et réinterprété de Dehaene *et al.*, 1998.

Les systèmes fonctionnels impliqués en séquence temporelle :

❶ les **entrées** (sensorielles et/ou des idées/représentations auto-évoquées) ;

❷ le système d'**attention**/alerte (avec effet possible sur le niveau de conscience) ;

❸, ❸′, ❸″, un ensemble de processus complexes :

- ❸ le recrutement des **mémoires**,
- ❸′ la mobilisation des systèmes de gestion des **émotions**,
- ❸″ l'intervention des systèmes d'**évaluation** (valence positive ou négative) ;

❹ l'élaboration des sorties (réponses physiologiques et intention/planification de l'action, orientée dans un premier temps vers un futur à court terme) ;

❺ retours en **rétro-action** (**feed-back**) de ces réponses/actions ;

❻ émergence d'alertes, d'avertissement vis-à-vis de…, de prise de conscience de…, d'ajustement du contenu de conscience, etc. ;

❼ modifications ultérieures des contenus de conscience selon l'effet des réponses.

Chez certaines espèces, la conscience pourrait être réduite à un faible contenu qui ne mobilise qu'un nombre limité de structures cérébrales et n'implique que des opérations simples. Chez d'autres espèces, la conscience posséderait un contenu plus élevé qui mobiliserait plus de structures et impliquerait des processus complexes. De manière simplifiée, on parle donc de :
– *conscience à contenu faible*, qui implique des tâches de coordination des réponses de base comme les réponses émotionnelles primaires, la coopération entre une mémoire simple et l'évaluation d'une situation donnée. Ces processus de conscience nécessitent l'activité de circuits neuronaux basiques de *feed-back*, mais n'impliquent vraisemblablement pas de processus plus complexes ré-entrants (cf. section « Les corrélats neuronaux de la conscience ») ni la participation d'une autovigilance. Ce type de réponse pourrait être observé à la fois chez des espèces phylogénétiquement anciennes et chez des espèces apparues plus récemment qui possèdent un cerveau et des répertoires comportementaux complexes ;
– *conscience à contenu élevé*. De tels processus conscients impliqueraient des composantes émotionnelles diversifiées et combinées, différentes composantes de la mémoire, et une évaluation intégrée des réponses possibles et de leurs conséquences par projection à plus ou moins long terme. Ce type de processus conscients impliquerait des phénomènes de *feed-back* complexes conduisant à l'élaboration d'une forme d'autovigilance. De telles réponses ont été observées chez des espèces phylogénétiquement récentes qui possèdent des structures cérébrales complexes, comme celles décrites chez certaines espèces de mammifères et d'oiseaux.

Une limite importante aux travaux présentés réside dans le faible nombre d'espèces qui ont pu être étudiées. Cependant, ces travaux portent sur des espèces très diverses, terrestres et aquatiques, vertébrées et invertébrées, ce qui confère une certaine généricité aux conclusions présentées ci-dessus.

À la question : « Existe-t-il une conscience chez les animaux ? », il nous paraît important de ne pas simplement l'affirmer ou la nier, car nous sommes en présence de processus complexes très diversifiés : ainsi, on peut raisonnablement penser qu'il existe une multitude de réponses possibles en raison de la très grande hétérogénéité des processus conscients chez les animaux. Cela peut aller des processus les plus simples d'attention jusqu'à la théorie de l'esprit (cf. section « Le voyage dans le temps chez les animaux »). Une telle hétérogénéité n'est pas surprenante au regard de l'évolution et du large spectre de solutions développées par les animaux pour s'adapter à leurs environnements. Ceci nous amène à nous questionner sur la mise en place de processus conscients pour déterminer s'il s'agit d'une capacité acquise progressivement au cours de l'évolution ou bien de la convergence évolutive, dans certains contextes et dans des lignées phylogénétiques différentes, de capacités et de structures biologiques — le vol ailé ou les yeux résultent d'un tel processus de convergence (cf. chapitre 6).

En conclusion, l'analyse des informations disponibles chez certains vertébrés et invertébrés indique la présence de propriétés comportementales et neuronales

compatibles avec la participation de processus conscients. Dans ce contexte, il paraît logique de ne pas exclure la présence de tels processus conscients chez les espèces qui n'ont pas encore été étudiées, mais au contraire d'étendre l'étude des contenus de conscience à d'autres espèces pour lesquelles nous ne disposons d'aucune information. De telles études paraissent d'autant plus intéressantes que les informations disponibles suggèrent fortement une très grande diversité des contenus de conscience d'une espèce à l'autre : c'est sur cette diversité en relation avec les processus adaptatifs développés en réponse à un environnement fluctuant qu'il faudrait maintenant porter nos efforts de recherche. Ceci implique de développer des protocoles expérimentaux adaptés aux espèces étudiées dans leurs contextes de vie, afin non seulement d'analyser les réponses comportementales et physiologiques, mais aussi d'explorer les types d'activité cérébrale associés à ces réponses.

5. Conscience et douleur

Claudia Terlouw

La prise en compte des conditions de vie des animaux nécessite l'analyse de la douleur que les animaux peuvent ressentir du fait de l'action de l'homme. Cette préoccupation sociétale nous a conduits à aborder les relations entre la conscience et la douleur, en s'appuyant sur les connaissances actuelles et les théories, pour l'essentiel acquises chez les humains.

La conscience et le traitement des informations sensorielles

La collecte des informations issues du monde extérieur repose sur les sens, grâce à une multitude de capteurs internes (intéroceptifs) qui renseignent sur l'état du corps. L'éventuelle présence de stimulus nocifs, pouvant mener à la perception de la douleur, fait partie de ces informations. Leur ensemble et d'autres liées par exemple à la mémoire doivent être compilées et construites par le cerveau en une image intégrée. Outre cette intégration, l'attention est un processus important du traitement des informations par le cerveau, parce qu'elle réalise une sélection des stimulus prioritaires. Une compilation adéquate des informations pertinentes et leur intégration dans une perspective plus large permettent d'identifier les priorités, de détecter des anomalies et des erreurs, de prendre des décisions adaptées, d'élaborer des stratégies, de planifier, voire d'inférer les états internes ou motivationnels chez des congénères. Elle confère à l'organisme une capacité d'adaptation complexe, nécessaire pour survivre dans un environnement changeant et complexe. C'est dans ce contexte que la conscience telle qu'elle est définie dans les chapitres précédents prend tout son poids. Les cortex associatifs, notamment préfrontal, pariétal, insulaire et cingulaires postérieur et antérieur, sont considérés comme essentiels pour le traitement conscient de l'information.

La douleur

Selon l'Association internationale pour l'étude de la douleur[2], la douleur se définit chez l'homme comme « une expérience sensorielle et émotionnelle désagréable associée à des dommages tissulaires réels ou potentiels, ou décrite en termes de tels dommages ». La perception de la douleur est donc associée à une lésion tissulaire

2. IASP : International Association for the Study of Pain.

effective ou potentielle. Il est difficile pour le sujet d'ignorer la douleur. Elle entrave les performances dans les tâches de discrimination auditive, comme le montre l'augmentation des temps de réaction. Les stimulus douloureux répétés, même lorsqu'ils sont prévisibles, provoquent des réponses comportementales telles que les réactions de fuite et de défense, qui ont une forte résilience. Lorsqu'un stimulus douloureux est appliqué de façon répétée, la réponse cérébrale diminue, mais l'expérience douloureuse demeure la même.

Les systèmes périphérique et central de la douleur

L'expérience douloureuse résulte de l'activité coordonnée des différentes régions du cerveau qui constituent la matrice de la douleur. Des études chez l'homme et l'animal montrent que, quels que soient le type de douleur et la technique de mesure, certaines zones de la matrice sont systématiquement activées. Par définition, la douleur représente une sensation dite « nociceptive »[3] associée à une sensation affective négative, c'est-à-dire émotionnelle (Le Neindre *et al.*, 2009). La sensation nociceptive fait référence à l'analyse des caractéristiques du stimulus (type, intensité, durée) et de la partie du corps concernée ; c'est la composante sensorielle. Elle implique les cortex somesthésiques qui sont centraux pour la sensibilité du corps. La composante émotionnelle est essentielle pour la motivation d'agir sur les causes ou sur les conséquences de la stimulation nocive. Elle implique les cortex cingulaire et insulaire et est accompagnée de l'activité de nombreuses structures, identifiées auparavant dans cet ouvrage, comme étant impliquées dans la conscience. Une stimulation nociceptive faible peut être insuffisante pour activer les cortex cingulaire et insulaire : alors elle ne provoquera pas d'affect négatif. Dans ce cas, il n'y a pas, à proprement parler, de douleur.

Chez l'homme, le rôle des deux composantes de l'expérience de la douleur est illustré par les conséquences que peuvent avoir certaines lésions locales. Un patient présentant des lésions dans les cortex somesthésiques et recevant des stimulations supposées douloureuses a signalé un « sentiment désagréable » sans pouvoir en caractériser la cause ou l'origine. De fait, il percevait la composante émotionnelle, mais pas la composante nociceptive. Des patients ayant subi une transsection du cortex cingulaire et recevant des stimulations supposées nociceptives ont signalé que « la douleur était toujours présente, mais qu'elle n'était plus gênante ». Strictement parlant, on ne peut pas parler ici de douleur, car ces patients ne perçoivent que la composante sensorielle et pas la composante émotionnelle.

Le système périphérique de la douleur dispose de récepteurs spécifiques appelés « nocicepteurs ». Ils se trouvent dans la peau, les muscles, les articulations, les os

3. Une perception des stimulations qui causent la douleur.

ou les viscères, et sont spécialisés pour répondre à la température (thermorécepteur), aux produits chimiques (chimiorécepteurs) et à la pression (mécanorécepteurs). D'autres récepteurs sont sensibles au simple toucher et font partie du système somesthésique non nociceptif. Les nocicepteurs transmettent le message nerveux à des neurones secondaires dans la moelle épinière qui, à leur tour, transmettent les informations au cerveau. Ces neurones sont organisés en différentes voies, dont les principales sont celles allant de la moelle épinière au système thalamique (spinothalamique), de la moelle épinière à la formation réticulée (spinoréticulaire) et de la moelle épinière au mésencéphale (spinomésencéphalique). La voie spinothalamique est phylogénétiquement la plus récente des trois. Elle est impliquée dans les aspects sensoriels et émotionnels de la douleur, et dans sa modulation. Les messages portés par la voie spinoréticulaire concernent les aspects émotionnels et motivationnels, d'alerte et de modulation de la douleur, ainsi que les réponses autonomes à la douleur. Les structures cérébrales recevant les messages de la voie spinomésencéphalique sont également impliquées dans la modulation de la douleur, mais aussi dans les réponses motrices, autonomes, émotionnelles et motivationnelles. Plusieurs autres voies ont également été décrites. Elles sont toutes impliquées dans les aspects émotionnels et motivationnels de la douleur. Enfin, la voie spinocervicale et la colonne dorsale postsynaptique sont en outre impliquées dans les aspects sensoriels.

L'intégration de la douleur avec d'autres systèmes d'informations

Parmi les réponses à l'ensemble des informations sensorielles, la douleur a une position originale : elle fonctionne comme un signal d'alerte permettant de détecter et de localiser des menaces potentielles de l'intégrité physique du corps, tout en préparant les actions susceptibles d'y remédier. Pour remplir ces fonctions, les signaux de douleur doivent être intégrés dans une image corporelle fonctionnelle complexe, comprenant, entre autres, l'orientation spatiale et le potentiel de réaction du corps. Malgré la capacité élevée qu'a la douleur de perturber le comportement en cours, elle doit rivaliser avec des informations d'autres origines. Ainsi chez les rats, la douleur interfère avec les processus attentionnels et réduit leurs performances cognitives. Les processus attentionnels influencent préférentiellement l'intensité perçue de la douleur : lorsque des sujets humains reçoivent des instructions pour surveiller l'intensité d'un stimulus douloureux, l'intensité de la douleur perçue augmente, mais pas son caractère désagréable.

Au-delà de son rôle dans la composante émotionnelle négative de l'expérience douloureuse, le cortex cingulaire antérieur est impliqué plus généralement dans l'expérience émotionnelle, quelle qu'en soit l'origine. Les émotions de différentes origines s'influencent mutuellement. Ainsi, lorsqu'on fait varier de façon expérimentale l'état émotionnel par d'autres moyens que la nociception, on module l'expérience ressentie de la douleur : la présence d'émotions négatives augmente la sensibilité

du sujet à la composante émotionnelle de la douleur. Par exemple, chez l'homme, une stimulation douloureuse, lorsqu'elle est associée à une présentation de visages exprimant la peur, cause plus d'anxiété.

L'intégration d'ordre supérieur de la douleur : douleur et conscience

Des données récentes montrent que des structures impliquées dans le traitement complexe de l'information, y compris celles qui sont liées à la douleur, font partie d'un réseau cérébral assez étendu dont l'architecture et le fonctionnement précis restent à découvrir. On constate cependant, au moins au niveau anatomique macroscopique et fonctionnel, un recouvrement des différents réseaux qui sont impliqués dans la douleur et dans la conscience.

L'importance de la connectivité entre différentes zones cérébrales dans le traitement de la douleur chez l'homme est illustrée par des observations sur des patients souffrant de troubles de la conscience. Chez certains patients éveillés non répondants, des patients végétatifs, les stimulus nociceptifs activent seulement la partie de la matrice douleur impliquée dans la composante sensorielle de la douleur. Chez d'autres, la stimulation électrique nociceptive active aussi les parties des cortex cingulaire et insulaire, mais les différentes parties de la matrice de la douleur ont peu de connectivité fonctionnelle, ce qui conduit au fait que les informations ne sont pas échangées. Dans les deux cas, il n'y a pas de traitement complet ou intégratif par le cerveau, ce qui rend improbable une perception consciente de la douleur. D'autres patients sont dans un état de conscience minimale, souvent confondu à tort avec le syndrome de l'éveil non répondant. Chez ces patients, les régions corticales impliquées dans le traitement des messages nociceptifs sont en état fonctionnel et connectées au thalamus. Aussi, leurs réponses cérébrales aux stimulus nociceptifs impliquent le thalamus, les cortex somesthésiques et les cortex cingulaire antérieur et insulaire. Ces patients pourraient avoir une perception consciente de la douleur. De fait, ils semblent présenter un traitement des signaux nociceptifs assez élaboré et intégré, quoique différent de celui des témoins normaux.

Ainsi, la perception consciente de la douleur implique des interactions entre certaines régions corticales, mais aussi entre différentes parties du thalamus. On ne connaît pas encore avec précision l'organisation et les interconnexions des circuits impliqués, mais de nombreuses régions cérébrales participent au traitement des stimulus nociceptifs et combinent différentes composantes. Les caractéristiques des processus impliqués déterminent celles de l'expérience douloureuse. Il faut enfin rappeler qu'au niveau macroscopique, ces circuits ne sont en général pas exclusivement dédiés au traitement de l'information nociceptive. Ils participent plus généralement à l'élaboration d'autres expériences conscientes.

Conscience et douleur : les similitudes entre animaux et humains

Mammifères

La recherche sur la douleur fait largement appel à des modèles animaux, notamment des rats, des souris, des chiens, des chats, des lapins et, dans une moindre mesure, des cobayes, des vaches, des porcs, des moutons et des hamsters. De nombreux aspects du système nerveux des mammifères sont considérés comme suffisamment semblables à celui des humains pour permettre des comparaisons entre les humains et ces mammifères. La présence des régions cérébrales essentielles pour le traitement complexe des informations, y compris de la douleur, et la similitude des réponses comportementales et physiologiques indiquent que les mammifères sont capables d'une expérience consciente de perception sensorielle et d'émotions, et éprouvent de la douleur, même si cette expérience n'est pas forcément identique à celle des humains.

Vertébrés non mammaliens

Le cerveau aviaire contient des homologues des structures néocorticales mammaliennes avec des similitudes dans la connectivité et dans l'organisation fonctionnelle. Même si le cerveau des oiseaux ne comprend pas de cortex morphologiquement identifiable, il possède un *pallium* ; celui-ci reçoit des projections somesthésiques et est à l'origine d'une voie motrice descendante majeure vers le tronc cérébral et la moelle épinière. Le système de la douleur aviaire montre des différences, mais également beaucoup de similitudes avec celui des mammifères. Les résultats d'études comportementales et neuro-anatomiques sont compatibles avec l'existence d'une composante affective de la douleur.

Le *pallium* reptilien a été moins étudié que celui des oiseaux, mais on sait qu'une grande partie des régions cérébrales trouvées chez les mammifères ont des homologues chez les reptiles. Le *pallium* reptilien a la capacité d'intégrer des informations de différentes origines, mais il contient beaucoup moins de subdivisions que le cortex des mammifères ; il n'a donc probablement pas les mêmes capacités. Les reptiles possèdent les structures neuro-anatomiques nécessaires pour la nociception, cependant, nous ne savons pas si les signaux nociceptifs provoquent une expérience affective chez les reptiles et donc de la douleur.

Les poissons n'ont pas non plus les structures corticales cérébrales pouvant décrypter les signaux de la douleur dont disposent les mammifères. Cependant, nombre de scientifiques considèrent que leur neuro-anatomie et leurs expressions

comportementales suggèrent que les poissons ressentent la douleur. Par exemple, des réponses neuronales à divers stimulus mécaniques et nocifs ont été observées dans la moelle épinière et dans différentes parties du cerveau de poissons rouges (*Carassius auratus*) et de truites (*Oncorhynchus mykiss*). En cas de douleur, les truites frottent le site douloureux contre des substrats. Ces scientifiques indiquent que les résultats d'études comportementales et neuro-anatomiques sont compatibles avec l'existence de la composante affective de la douleur ou d'autres formes d'émotions négatives.

Les amphibiens possèdent un système nerveux central capable de combiner des informations. Ils possèdent donc une certaine capacité d'intégration de l'information d'ordre supérieur. Un système périphérique spécifiquement dédié aux stimulus nociceptifs existe, mais la présence de neurones secondaires spécifiques à la nociception n'a pas encore été démontrée. Des structures cérébrales spécifiques à la douleur n'ont pas été suffisamment étudiées pour déterminer l'existence de la dimension affective associée à la perception de stimulations nocives chez les amphibiens.

Invertébrés

Tous les taxons animaux, y compris les invertébrés, semblent capables de nociception, permettant des réflexes ou des réponses rapides pour éviter les stimulus nociceptifs, ce qui présente un avantage évident pour la survie.

Il est beaucoup plus difficile de déterminer si les invertébrés sont capables d'expérience douloureuse, c'est-à-dire s'ils éprouvent l'état émotionnel négatif accompagnant la perception nociceptive observée chez les mammifères. Leurs cerveaux sont très différents des cerveaux des mammifères et même des autres vertébrés. Aujourd'hui, les fonctions spécifiques des zones cérébrales de la plupart des invertébrés sont insuffisamment connues.

Les invertébrés tels que les insectes, les crustacés et les céphalopodes possèdent des nocicepteurs et sont capables d'éviter les situations associées à la stimulation nociceptive ou à d'autres formes de menace. La plupart des scientifiques estiment que les données existantes ne permettent pas de conclure à la présence ou à l'absence chez les invertébrés d'une expérience de la douleur, avec sa composante émotionnelle. D'autres avancent que la présence d'un système nerveux centralisé et les réponses intégrées comme la protection d'une partie du corps blessée chez certains céphalopodes indiquent une capacité d'un certain degré d'expérience émotionnelle négative en réponse à une stimulation nociceptive. De même, les comportements des crustacés sont suffisamment complexes pour que certains scientifiques pensent qu'ils sont capables, au moins à un certain degré, d'expériences émotionnelles négatives associées à la nociception. D'autres considèrent au contraire qu'il est impossible de conclure sur leur capacité à ressentir la douleur.

Conclusion

La douleur est un phénomène complexe comprenant une sensation physique et un état affectif négatif potentiellement fort. Au niveau macroscopique, les structures cérébrales impliquées dans le traitement affectif complexe des signaux de la douleur sont les mêmes que celles qui sont impliquées dans la conscience. Au vu des résultats rapportés, il semble qu'il existe un lien entre la conscience, telle qu'elle a été décrite dans le chapitre 4, et la perception de la douleur.

Les animaux, y compris les vertébrés non mammaliens et les arthropodes, sont équipés pour détecter les stimulus nociceptifs et y réagir. Même si tous les vertébrés possèdent les structures nécessaires pour percevoir des stimulus nociceptifs, leurs expériences nociceptives et douloureuses ne sont probablement pas identiques dans les différents taxons. Les mammifères non primates sont ceux qui ont la plus grande similitude structurelle et fonctionnelle avec les primates, ce qui laisse supposer qu'ils ont des expériences douloureuses. Les oiseaux, les poissons et les reptiles auraient au moins un certain niveau de conscience et de douleur. Les amphibiens sont probablement au moins capables d'intégrer des informations et d'avoir des expériences subjectives comprenant potentiellement un certain degré d'affect. De même, au moins certains invertébrés semblent avoir une forme de conscience basique, marquée par un certain niveau d'expérience subjective et d'intégration des informations.

6. Fonction et phylogénie de la conscience

Pierre Mormède, Raphaël Larrère

Un défi majeur de l'étude de la conscience chez les animaux est la compréhension de sa fonction. Après avoir considéré l'éventualité que la conscience n'ait aucune fonction, nous passons en revue les preuves de son rôle dans les processus adaptatifs, en particulier dans les situations les plus complexes, impliquant la connexion des animaux avec d'autres individus de la même espèce ou du groupe social. Le rôle adaptatif de la conscience pose les questions de la sélection naturelle et du développement de la conscience au cours de l'évolution.

Les différentes formes de conscience ont-elles une fonction adaptative ?

La conscience n'est pas toujours indispensable pour la résolution des problèmes qui se posent à un animal. Plusieurs expériences montrent ainsi que pour les humains (et *a fortiori* pour les animaux autres qu'humains), la conscience d'effectuer un geste volontaire n'intervient qu'après que ce geste a été réalisé inconsciemment et comme machinalement. Certains scientifiques en ont conclu que la conscience n'aurait pas un rôle fonctionnel adaptatif essentiel (Libet, 1985 ; Haggard, 2005 ; 2008 ; Haggard et Eimer, 1999). On peut certes admettre que les réactions spontanées (automatiques ou n'accédant à la conscience qu'*a posteriori*) sont plus efficaces lorsque l'animal (humain ou non humain) est confronté à une situation simple et habituelle, mais remarquer que de tels mécanismes sont insuffisants lorsqu'il est confronté à un contexte changeant et à des situations inédites.

La capacité d'adapter son comportement à des situations inhabituelles ou ambiguës suppose des aptitudes cognitives allant au-delà de cette forme de conscience de premier ordre qu'est la capacité de former des représentations du monde (et donc d'identifier les objets et les événements perçus et d'agir en conséquence). Il faut au moins que l'animal distingue les objets qui l'entourent de la représentation mentale qu'il s'en fait (et des émotions qui en découlent) ; il convient donc qu'il soit capable d'une forme d'objectivation. Ce niveau supérieur suppose que l'animal en question identifie, parmi les propriétés des objets et des événements qu'il perçoit, celles qui sont pertinentes pour lui, qu'il soit à même d'attribuer et de mémoriser les qualités de ces objets et de ces événements et de sélectionner celles qui importent pour sa survie. Il s'agit là de capacités présentes chez les vertébrés et les céphalopodes. Un

pas de plus est atteint lorsque l'animal est capable de réviser ses croyances premières et de corriger son comportement s'il se rend compte qu'il s'est trompé (Proust, 1997).

Ces capacités d'intégration et de traitement des informations, d'objectivation et de discrimination des objets selon leurs qualités pertinentes, permettent à l'animal qui en dispose d'adopter un comportement flexible susceptible d'être adapté à des environnements instables, de trouver des solutions aux situations ambiguës et de faire face à l'imprévu. Quant à l'aptitude à rectifier des croyances erronées, elle représente un avantage considérable pour la survie et la *fitness* (succès reproducteur) : l'animal peut alors, dans les interactions qu'il entretient avec son environnement, éviter les événements menaçants et saisir des opportunités, ce qui augmente ses chances de survivre et de se reproduire.

Or, l'environnement d'un organisme quelconque comprend ses congénères. Les interactions qu'il entretient avec eux ont aussi un rôle non négligeable dans sa *fitness*, d'où l'importance des signaux que s'échangent les animaux et celle des interactions sociales. Les signaux ont une fonction sémantique puisqu'ils expriment un état mental (la recherche d'un partenaire sexuel ou la découverte d'une source d'aliments), la présence d'un objet (un prédateur) ou d'un événement (un caprice du climat), bref, autant d'informations qui importent aux conditions de survie et de prospérité des autres membres de la même espèce. Il est des cas où cette adéquation entre le signal de l'émetteur et l'interprétation du récepteur peut s'expliquer par l'adaptation de deux automatismes, sans même faire appel à des formes de conscience simples. Mais certains signaux sont intentionnels : il peut s'agir de signaux coopératifs destinés à avertir les congénères d'événements susceptibles de leur importer, mais il peut aussi s'agir de signaux destinés à les tromper afin d'en tirer avantage. C'est dans ce cas de tromperie tactique, fréquente chez les grands singes et les corvidés, que l'on doit supposer que les animaux ont une « théorie de l'esprit ». Ils sont en effet capables de concevoir les représentations des autres membres de leur société, et donc leurs croyances et leurs désirs, le mensonge ayant alors pour objet de modifier les états mentaux des congénères (Proust, 1997 ; 2003 ; Whiten et Byrne, 1988). Mais l'acquisition d'une « théorie de l'esprit » a bien d'autres fonctions pour les espèces sociales. Ainsi, la plupart des primates, et peut-être certains cétacés, sont capables d'identifier et d'attribuer des qualités différentes aux individus qu'ils ont fréquentés (Premack et Woodruff, 1978). Pouvant mémoriser la qualité des interactions entre des individus du même groupe social, ils sont à même d'adapter leur comportement social à ce qu'ils savent du système de relations entre les individus (De Waal, 1992).

Conscience, adaptation et sélection naturelle

Si différentes formes de conscience ont une fonction favorable à l'adaptation, peut-on en déduire qu'elles résultent d'une sélection naturelle qui, au cours de l'évolution,

a porté sur les comportements correspondants ? On serait tenté de le penser, et c'est d'ailleurs l'hypothèse fondamentale de la sociobiologie. Soit un caractère constaté et stabilisé dans une espèce donnée, ce caractère est présumé contrôlé par un mécanisme génétique. Il suffit de trouver un argument expliquant l'avantage compétitif qu'il peut accorder en matière de descendance (donc de *fitness*) pour rendre compte de sa présence par le mécanisme de la sélection naturelle. Se proposant de répondre à la question « Pourquoi tel caractère existe-t-il dans telle espèce ? », cette démarche est à la recherche d'une sorte de finalisme : un mécanisme aveugle, mais téléologique (Godfrey-Smith, 1996 ; Gould et Lewontin, 1979 ; Seth, 2009). Il suffit donc de s'ingénier à inventer des hypothèses au sujet de l'avantage reproductif qu'il confère pour expliquer que les choses sont ce qu'elles doivent être, tout en admettant, mais sans s'appesantir, qu'elles auraient pu être autrement dans des contextes différents. Cela vaut pour tout caractère, qu'il s'agisse de traits biologiques, comportementaux, ou des capacités cognitives nécessaires à ce que l'on peut considérer comme des formes de conscience. Mais cette « machine à justifier l'existant » soulève plusieurs problèmes.

En premier lieu, il est pour le moins audacieux d'expliquer la raison d'être d'un caractère en fondant ses hypothèses sur l'observation des avantages compétitifs et des capacités d'adaptation qu'il accorde aux êtres qui le possèdent dans le contexte actuel. Rien ne dit en effet que la fonction adaptative actuelle d'un caractère est celle-là même qui a présidé à sa sélection il y a des millions d'années et dans des contextes très différents de l'actuel.

En second lieu, la plupart des caractères (et *a fortiori* les capacités cognitives complexes) sont contrôlés par un nombre *a priori* indéterminé de gènes en interaction — gènes dont certains peuvent d'ailleurs contribuer au contrôle d'autres caractères. Il est donc difficile de savoir si la sélection a porté sur l'avantage que ces capacités cognitives ont accordé à ceux qui les possédaient, ou sur un avantage relatif aux caractères (biologiques ou comportementaux) qui leur sont génétiquement associés. Ce n'est donc pas parce qu'un caractère se présente de nos jours comme un ensemble fonctionnellement cohérent que cet ensemble est à l'origine phylogénétique du caractère en question : celui-ci n'est souvent que l'association de traits saillants qui ont été sélectionnés dans différentes populations de l'espèce sur des fonctionnalités différentes et qui se sont trouvés combinés en raison de croisements ultérieurs entre ces populations. On a donc de bonnes raisons de penser que les formes de conscience que nous repérons chez certaines espèces sont apparues de façon relativement indépendante et à plusieurs reprises dans le cours de l'évolution par le même processus complexe de convergence qui fait que le vol ailé est apparu chez les insectes, les ptérosaures, les oiseaux et les chauves-souris, ou la vision chez les vertébrés, mais aussi chez les céphalopodes et les arthropodes, avec des supports morphologiques très différents.

Une autre difficulté tient à ce que la question de savoir sur quoi porte la sélection de descendance est encore controversée. Porte-t-elle sur les gènes selon les hypothèses réductionnistes de Hamilton (1964) ou de Dawkins (1976) ? Dans ce cas, les phénotypes

ne seraient-ils que des « véhicules » élaborés par les gènes pour se transmettre et se répandre en interaction avec l'environnement ? D'autres auteurs (Bossdorf *et al.*, 2008) insistent sur la plasticité des phénotypes par rapport à leur patrimoine génétique et considèrent que la sélection porte aussi sur leurs caractéristiques, en particulier comportementales. On peut enfin signaler qu'il peut y avoir sélection de populations qui se trouvent exploiter les mêmes ressources, ou occuper approximativement la même niche écologique, voire sur des ensembles d'espèces étroitement associées par mutualisme et en quelque sorte inféodées les unes aux autres, au point que l'on est en droit de considérer qu'il y a coévolution entre elles.

L'émergence de la conscience dans la phylogénie

La question de l'origine phylogénétique de la conscience est liée à celle de sa fonction. Conçue comme un espace global de travail permettant de faire face à la complexité de la vie, la conscience peut être considérée comme une caractéristique fondamentale des organismes vivants avec des racines anciennes (Merker, 2005). Dans ce contexte, deux approches principales ont été utilisées pour rechercher l'origine phylogénétique de la conscience, fonctionnelle et neuro-anatomique.

Les études fonctionnelles se concentrent généralement sur l'un ou l'autre des processus qui contribuent à « l'espace global de travail », comme la mémoire épisodique, qui contribue à la cognition prospective et donne la composante historique à la conscience. Cependant, en raison du nombre limité d'études et des limites conceptuelles et méthodologiques pour étudier ces processus mentaux, la plupart des connaissances ne concernent que les mammifères et les oiseaux (Allen et Fortin, 2013 ; Raby et Clayton, 2009). D'autres approches fonctionnelles considèrent les émotions comme une composante fondamentale de la conscience à rechercher au cours de l'évolution (Panksepp, 2005). Dans ce cas, maximiser le plaisir sensoriel est le processus fondamental pour prendre des décisions sur le comportement à adopter (Cabanac *et al.*, 2009). Par exemple, Cabanac et ses collaborateurs ont conclu que la conscience est apparue avec les amniotes (incluant reptiles, oiseaux et mammifères) sur la base des réponses physiologiques à un stimulus créant des émotions et d'autres signes comportementaux d'émotion et de plaisir sensoriel comme le jeu.

Par ailleurs, l'organisation neuro-anatomique du tronc cérébral supérieur, un ensemble de structures clés formant un système de contrôle pour le guidage environnemental du comportement motivé et de la prise de décision, suggère que cette fonction dévolue à la conscience puisse être étendue à tout le phylum des vertébrés, y compris possiblement seulement sous une forme limitée chez les vertébrés « inférieurs » (Merker, 2005). L'extension à d'autres phylums, y compris aux animaux disposant de systèmes nerveux complexes comme les arthropodes et les mollusques, est moins probable en raison de leurs grandes différences anatomiques et physiologiques par rapport aux vertébrés.

Cependant, plusieurs études sur pieuvres, calmars et seiches montrent que ces céphalopodes coléoïdes présentent de nombreuses indications comportementales de conscience (Merker, 2005 ; Seth, 2009). Chez les arthropodes, des études récentes ont également décrit des comportements de type émotionnel chez les écrevisses, ainsi que leurs mécanismes neurochimiques (sérotoninergiques) (Fossat *et al.*, 2014).

Plus récemment, Bronfman *et al.* (2016) ont décrit la transition des organismes vivants vers une conscience minimale à travers l'évolution de l'apprentissage associatif. Ils définissent la sensibilité (*sentience*) comme l'état minimal de la conscience, se référant à la forme la plus basique de l'expérience phénoménale sensorielle, c'est-à-dire comprenant des sentiments subjectifs. Ils proposent le processus de l'apprentissage associatif illimité comme marqueur de la transition évolutive vers la conscience minimale et décrivent les architectures fonctionnelles de l'apprentissage associatif illimité. Ils suggèrent des pistes pour trouver des preuves comportementales et structurelles qu'ils appliquent non seulement aux vertébrés, mais aussi aux arthropodes et aux mollusques. Il est donc possible que la conscience ait surgi plusieurs fois dans l'évolution de façon indépendante (Allen et Trestman, 2015).

Conclusion

Nous devrions donc être prudents en acceptant des interprétations téléologiques des fonctions adaptatives des différentes formes de conscience et des capacités cognitives qu'elles impliquent. Cela signifie-t-il que nous devrions renoncer à l'hypothèse commune selon laquelle nous supposons que l'émergence et la sophistication croissante des formes de conscience sont le résultat de la sélection naturelle ? Pas entièrement. Même si nous nous limitons à l'idée d'avantages compétitifs en termes de condition physique, nous soutenons que l'une des fonctions actuelles de la capacité cognitive à objectiver l'environnement et à corriger les notions erronées est de permettre une flexibilité comportementale. Cette flexibilité pourrait bien avoir favorisé la reproduction d'individus vivant dans des contextes environnementaux très différents des nôtres. Les animaux dotés de telles capacités ont pu se créer avec succès des niches écologiques au sein des communautés biotiques et des environnements plus vastes dans lesquels ils ont vécu au cours du temps.

Plusieurs auteurs souscrivent à un concept néodarwinien de sélection naturelle, typique de la sociobiologie. Nous pouvons noter que l'accent mis sur l'avantage compétitif des gènes et des phénotypes, c'est-à-dire des porteurs individuels d'un génome, est compatible avec la vision économique néolibérale de la société. Dans cette optique, il est supposé que les interactions au sein d'une espèce sont réduites à la compétition pour se reproduire et à assurer la prospérité de la progéniture, en négligeant les interactions coopératives et les exemples de division du travail trouvés chez certaines espèces sociales. C'est comme si les interactions interspécifiques se limitaient à la

prédation, à l'exploitation et à la compétition pour des ressources limitées. Ce point de vue néglige les formes de mutualisme et le fait que certaines espèces, en raison de leur comportement ou de leur structure, fonctionnent comme des « ingénieurs de l'écosystème », créant des habitats pour toute une gamme d'autres espèces. La condition physique des individus et la reproduction des populations sont également déterminées par ces relations intra et interspécifiques que sont le mutualisme et la coopération. Les capacités cognitives permettent aux organismes de reconnaître les qualités des autres êtres et de les organiser en catégories. Ces formes de conscience ont permis à certains animaux de s'organiser en groupes sociaux, éventuellement interspécifiques, et, en association avec des avantages compétitifs, ont joué un rôle dans les interactions qui forment le fond de la sélection naturelle sur le long terme.

L'origine phylogénétique de la conscience est liée à sa fonction. La théorie de l'espace global de travail est compatible avec le fait que la conscience est une caractéristique fondamentale des organismes vivants tout au long de leur phylogénie. Les études fonctionnelles des composantes de l'espace global de travail, telles que les souvenirs épisodiques, les émotions et l'apprentissage associatif illimité, attirent l'attention sur les difficultés conceptuelles et méthodologiques liées à la traçabilité de ces processus à travers les espèces. Les études neuro-anatomiques sont limitées aux organismes dont le cerveau présente une analogie de structure avec celui des humains. Par conséquent, il est encore possible que la conscience ait surgi indépendamment plusieurs fois au cours de l'évolution chez d'autres vertébrés et invertébrés tels que les céphalopodes et arthropodes, éventuellement avec des structures fonctionnelles (ou des bases neuro-anatomiques) différentes.

Conclusion générale

Pierre Le Neindre

En conclusion de l'analyse de littérature examinée dans cette expertise collective, l'hypothèse de départ selon laquelle, comme chez les humains, il existe différents contenus de conscience chez les animaux peut donc être retenue. Le traitement conscient exprimé par les différentes espèces animales se caractérise ainsi par son hétérogénéité.

La conscience chez les humains est, par définition, une expérience subjective et privée. On l'appréhende principalement grâce aux rapports verbaux des sujets étudiés. Bien qu'un langage commun ne soit pas possible entre l'homme et les animaux, la conscience peut cependant être évaluée chez ces derniers, comme elle l'est pour les humains qui sont dans l'incapacité d'exprimer verbalement leur expérience, par des études comportementales et cognitives.

Ce travail d'analyse bibliographique met en exergue des compétences chez les animaux qui n'étaient guère attendues il y a quelques décennies. Il appuie ses conclusions concernant les animaux sur les concepts, les outils méthodologiques et les résultats obtenus chez les humains.

Telle qu'elle est définie dans cet ouvrage, la conscience résulte d'un partage de l'information entre les différentes structures du cerveau. Ce traitement global comprend des composantes émotionnelle, cognitive et mémorielle.

Les animaux, comme les humains, ont différents comportements en fonction des niveaux de conscience : sommeil profond, anesthésie, coma ou convulsions. Quand ils sont inconscients ou dans des états très bas de conscience, ils ne sont pas capables de traiter les informations que leur fournissent leurs sens comme ils le feraient en situation d'éveil.

Les données comportementales et neurobiologiques conduisent à conclure que les animaux peuvent exprimer certaines formes complexes de conscience. Cela accrédite une hypothèse, soutenue depuis longtemps par de nombreux auteurs de divers milieux philosophiques et scientifiques, selon laquelle les animaux sont dotés d'une certaine conscience. Mais jusqu'à présent, seules certaines formes et manifestations de la conscience, décrites chez les adultes humains, ont été rencontrées chez les animaux adultes de certaines espèces.

Le corpus d'études sur la conscience chez les animaux examinés dans cette expertise couvre un large spectre phylogénétique, mais la plupart des travaux ont été réalisés sur des animaux de laboratoire ou des espèces sauvages, et très peu sur des animaux de rente. Néanmoins, les rares études sur des volailles, des porcins et des ovins présentent des comportements cognitifs qui semblent aussi impliquer des processus conscients

et des contenus de conscience. Ce changement de compréhension a été atteint grâce à des percées conceptuelles et méthodologiques récentes.

De nombreuses techniques ont été utilisées pour étudier les phénomènes liés à la conscience. Elles nous permettent d'arriver aux conclusions suivantes :
– au niveau du comportement, une gamme étendue d'études va de l'observation éthologique des animaux dans leur environnement familier à des configurations très spécifiques dérivant de dispositifs expérimentaux mis en œuvre en psychologie comparée. Des résultats comportementaux liés à la conscience, dans différents contextes cognitifs, allant de l'émotivité à la socialité et aux relations entre les animaux et les humains jusqu'à la mémoire et aux capacités métacognitives, ont été rapportés. Dès lors que ces comportements révèlent des capacités cognitives que l'on sait associées chez les humains à différentes formes de conscience, on est en droit de conclure que ces formes de conscience peuvent être attribuées à ces individus d'espèces non humaines ;
– les investigations neurobiologiques, reposant sur des développements technologiques récents, ont permis de décrire des corrélats neuronaux de la conscience chez des animaux. La plupart des études effectuées chez les vertébrés concluent que le cortex — qui est bien développé chez les mammifères mais dont on retrouve un équivalent fonctionnel chez les autres espèces —, le thalamus et leurs connexions neuronales sous-tendent la conscience ;
– ainsi, les mammifères possèdent un grand nombre des structures cérébrales nécessaires à la perception consciente de la composante aversive de la douleur. Les cerveaux d'oiseaux et de poissons contiennent des structures homologues pour au moins une partie d'entre elles. Les vertébrés sont équipés de systèmes nerveux capables de traiter les informations complexes qui conduisent à des émotions négatives, y compris provoquées par des stimulus nuisibles, et probablement à des émotions positives.

La prudence est de mise avant d'exclure tout processus conscient chez les invertébrés. Leurs systèmes nerveux sont en effet structurés différemment de ceux des vertébrés. Mais ils peuvent avoir évolué à partir de différentes architectures cérébrales pour accomplir des processus conscients. D'un point de vue fonctionnel, ces différentes formes de conscience sont considérées comme susceptibles de favoriser la capacité des animaux à faire face à des environnements changeants de façon imprévisible et à des sources de perturbations. Cependant, de telles interprétations de la valeur adaptative des processus conscients et des capacités cognitives qu'ils impliquent doivent être considérées avec prudence en attendant que des recherches plus approfondies deviennent disponibles. Néanmoins, il est raisonnable de supposer que des manifestations complexes de conscience résultent de la sélection naturelle pour permettre une meilleure flexibilité adaptative des organismes individuels et de leur réseau social, en plus des nombreux processus adaptatifs. La question de l'origine phylogénétique de la conscience est sans doute liée à celle de sa fonction, mais il est possible que différentes formes de conscience se soient développées indépendamment à plusieurs reprises au cours de l'évolution des vertébrés et des invertébrés (céphalopodes, arthropodes).

La théorie de « l'espace de travail global » décrite chez les humains est compatible avec la conscience des animaux. Mais, comme l'avaient affirmé Morgan et Griffin en leur temps, rien ne dit que les formes de conscience dont sont dotés des animaux soient identiques à celles des humains. Enfin, les études fonctionnelles des composantes de l'espace de travail global, comme celles de la mémoire épisodique et des émotions, soulèvent des difficultés conceptuelles et méthodologiques pour trouver la trace de ces processus chez les différentes espèces.

Des questions éthiques se posent sur la façon dont les humains pensent les animaux et se comportent envers eux. La plupart des théories en éthique animale considèrent que la sensibilité est un critère pertinent pour accorder un statut moral aux animaux. La douleur et le plaisir sont des états hédoniques qui sont généralement considérés comme des aspects fondamentaux du bien-être des animaux, d'une part, en raison de ce qu'ils indiquent à propos des atteintes à leur corps, et d'autre part, parce qu'ils affectent leurs processus mentaux. De plus, la sensibilité détermine la réponse au niveau conatif, comme le désir, l'action dirigée vers un but, l'intentionnalité et les préférences. Cela signifie que ces animaux ont des intérêts et que ces intérêts méritent d'être pris en compte et protégés.

Qu'un grand nombre d'animaux aient un large éventail d'aptitudes conscientes soulève ainsi des questions morales sur la façon dont ils sont élevés, manipulés, confinés et tués. Si la richesse des formes de conscience chez les animaux reste à compléter, il est sage d'en tenir compte. La prise en considération de la conscience animale questionne ainsi de nombreuses pratiques courantes impliquant des animaux dans l'agriculture, la recherche scientifique, le travail de force, le compagnonnage et la captivité.

Il serait souhaitable de combler les lacunes que révèle cette expertise sur l'état des connaissances concernant la conscience chez les animaux en élargissant le champ d'investigation des recherches à une plus grande variété d'espèces, en particulier de vertébrés, y compris aux poissons.

Pour améliorer la connaissance des mécanismes du fonctionnement mental, des dispositifs expérimentaux devront s'employer à distinguer, parmi les réponses comportementales et physiologiques, celles qui relèvent de processus conscients de celles qui résultent d'automatismes acquis ou non.

Il conviendrait de développer des expérimentations :
– d'une part, pour analyser les contenus de la conscience et également des niveaux de conscience ainsi que leurs relations ;
– d'autre part, pour appréhender pourquoi, et dans quelle mesure, certaines capacités cognitives permettant de postuler des contenus de conscience élaborés se retrouvent chez des espèces qui ne sont pas phylogénétiquement proches et/ou qui disposent de structures neuronales très différentes.

Pour cela, il conviendrait de poursuivre et d'approfondir l'étude des compétences cognitives élaborées comme la conscience de soi, de ses propres connaissances et de

celles des autres (théorie de l'esprit), y compris la capacité d'empathie, la métacognition, la conscience du temps (distinction entre le présent, le passé et le futur), ainsi que l'attention, la mémorisation, la motivation…

Ces recherches devraient également inclure l'étude des émotions positives.

Le développement d'investigations neurobiologiques pourrait contribuer à la caractérisation fine des substrats neurobiologiques qui sous-tendent les processus conscients chez les animaux.

Certaines recherches pourraient s'inspirer de celles conduites sur les humains tant au niveau des concepts que des méthodes d'investigation. En particulier, des dispositifs pour étudier les mécanismes neurobiologiques, comme l'imagerie fonctionnelle, pourraient être adaptés à l'animal quand c'est techniquement possible.

L'étude du développement des formes de conscience chez les jeunes est particulièrement importante chez les animaux d'élevage, qui ont généralement une vie brève. Il conviendrait de développer la compréhension de l'impact des événements qui se mettent en place au cours du développement, y compris *in utero* et dans les premières semaines de la vie.

La nature des relations des animaux avec les humains qui les élèvent est aussi un champ d'étude prometteur chez les espèces domestiques.

En ce qui concerne les animaux d'élevage, mieux connaître leur univers mental et la façon dont ils se représentent leur monde et évaluent leur environnement pourrait permettre d'alimenter la réflexion pour améliorer leurs conditions de vie et la façon dont ils sont traités.

Lexique

Vocabulaire lié aux fonctionnalités du cerveau

Flux d'information : empruntée au vocabulaire de l'informatique, cette expression désigne le déplacement des potentiels d'action électriques (*spikes*) véhiculés le long des axones des neurones. Ces modifications de potentiels caractérisent l'activité neuronale. Les volées successives de potentiels d'action dont la fréquence change en fonction des situations portent des informations véhiculées par les neurones.

Image neuronale, image neurale réflexive du corps : désigne la répartition fonctionnelle spatiale des foyers d'activations enregistrés sur le cortex et corrélés à une information d'origine corporelle. Ces deux termes sont souvent employés alternativement à « cartographie fonctionnelle ». Ainsi, par exemple, la stimulation tactile de la surface du corps déclenchera un ou plusieurs foyers de plus forte activité neuronale dans des aires corticales somesthésiques (S1 et S2) où est représentée la zone du corps correspondante (c'est-à-dire zone de représentation des doigts d'une main ou des lèvres, etc.).

Informations ascendantes (*bottom up*) : désignent des flux d'informations se déplaçant, par exemple, du cortex visuel primaire (en région occipitale, c'est-à-dire à l'arrière du cerveau humain) vers des cortex associatifs/intégrateurs, situés dans des régions plus antérieures (c'est-à-dire pariétale ou pariéto-frontale).

Informations descendantes (*top-down*) : désignent des flux d'informations se déplaçant de zones antérieures (c'est-à-dire frontale, fronto-latérale, pariéto-frontale…) vers des zones plus postérieures (c'est-à-dire pariétale, pariéto-occipitale…).

Rétroactions, boucles de rétroaction *(feed-back loop*) : terme générique désignant des circuits de fibres nerveuses et de neurones qui alimentent en retour les neurones d'origine. On distingue des flux de rétroactions dans le sens :
– caudal vers rostral (*feed-forward*) : désigne des activités nerveuses se déplaçant vers des zones plus antérieures du cerveau et plutôt associées à des traitements d'analyse sensorielle ;
– rostral vers caudal, encore nommé « en rétroaction » (*feed-backward*) : désigne des activités nerveuses se déplaçant des zones antérieures vers des zones postérieures du cerveau et plutôt associées à l'élaboration d'expériences conscientes.

Vocabulaire lié à l'organisation anatomique

Les cinq grandes subdivisions de l'encéphale des vertébrés, considérées depuis les zones antérieures (frontales chez l'humain) jusqu'aux zones postérieures (occipitales chez l'humain) sont : **télen**céphale, **dien**céphale, **mésen**céphale, **méten**céphale, **myélen**céphale ; le tronc cérébral regroupe méten et myélencéphale.

Boucles thalamo-corticales : désigne l'ensemble des circuits neuronaux allant de noyaux du thalamus vers des aires corticales télencéphaliques et, réciproquement, de zones corticales vers différents relais thalamiques. Ces circuits forment ce que l'on nomme également des circuits réverbérants ou en boucles de rétroaction.

Connexions à longue distance *vs* courte distance : désigne des voies nerveuses reliant différentes structures/noyaux anatomiques ; elles sont qualifiées de longue distance lorsqu'elles relient des structures corticales entre le pôle occipital et le pôle frontal ou des relais du tronc cérébral ou du thalamus vers le télencéphale. Les connexions à courte distance désignent des fibres nerveuses qui associent des sous-parties d'une même structure anatomique (ex. : au sein de la formation réticulée du mésencéphale ou entre sous-noyaux du thalamus) ou des zones corticales proches.

Voies horizontales : désigne des liaisons anatomiques parallèles à la surface des cortex. Elles relient des zones antérieures à des zones postérieures ou associent les cortex symétriques dans les deux hémisphères du télencéphale ; l'adjectif « horizontal » concerne ici essentiellement le cortex du télencéphale, c'est-à-dire les couches neuronales qui « entourent » des zones plus profondes du cerveau.

Voies verticales : regroupe les connexions anatomiques qui :
– viennent de la moelle épinière, des structures du tronc cérébral, du mésencéphale ou du diencéphale (comme le thalamus) et se projettent vers le télencéphale et diverses aires corticales (lorsque le télencéphale est développé, comme chez les mammifères ou les oiseaux) ;
– traversent les différentes couches du cortex télencéphalique, propageant les influx nerveux depuis les couches profondes vers les couches superficielles, ou inversement.

Zones antérieures/postérieures : majoritairement chez les vertébrés, les zones antérieures du cerveau correspondent au pôle frontal ou à proximité, alors que les zones postérieures sont plus proches du pôle occipital.

Références bibliographiques

Allen T.A., Fortin N.J., 2013. The evolution of episodic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110 (suppl. 2), 10379-10386.

Allen C., Trestman M., 2015. Animal Consciousness. *In: The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Zalta E.N., ed.), http://plato.stanford.edu/entries/consciousness-animal.

Antoine S., 2005. Rapport sur le régime juridique de l'animal. Ministère de la Justice, Paris, 50 p.

Baars B.J., 1988. *A Cognitive Theory of Consciousness*, Cambridge University Press, Cambridge, UK New York, 424 p.

Barron A.B., Klein C., 2016. What insects can tell us about the origins of consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (18), 4900-4908.

Bartal I.B.A., Decety J., Mason P., 2011. Empathy and pro-social behavior in rats. *Science*, 334 (6061), 1427-1430.

Barth J., Reaux J.E., Povinelli D.J., 2005. Chimpanzees' (*Pan troglodytes*) use of gaze cues in object-choice tasks: different methods yield different results. *Animal Cognition*, 8 (2), 84-92.

Bekoff M., Allen C., Burghardt G.M., 2002. *The Cognitive Animal Empirical and Theoretical Perspectives on Animal Cognition*, MIT Press, Cambridge, Mass. London, 482 p.

Bentham J. [1776], 1988. *A Fragment on Government*, Cambridge University Press, Cambridge, 128 p.

Bialek W., Cavagna A., Giardina I., Mora T., Pohl O., Silvestri E., Viale M., Walczak A.M., 2014. Social interactions dominate speed control in poising natural flocks near criticality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111 (20), 7212-7217.

Block N., 1995. How many concepts of consciousness? *Behavioral and Brain Sciences*, 18 (2), 272-287.

Bode N.W.F., Wood A.J., Franks D.W., 2011. Social networks and models for collective motion in animals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65 (2), 117-130.

Boissy A., Lee C., 2014. How assessing relationships between emotions and cognition can improve farm animal welfare. *Revue scientifique et technique – Office international des épizooties*, 33 (1), 103-110.

Boissy A., Arnould C., Chaillou E., Desire L., Duvaux-Ponter C., Greiveldinger L., Leterrier C., Richard S., Roussel S., Saint-Dizier H., Meunier-Salaun M.C., Valance D., Veissier I., 2007a. Emotions and cognition: a new approach to animal welfare. *Animal Welfare*, 16, 37-43.

Boissy A., Manteuffel G., Jensen M.B., Moe R.O., Spruijt B., Keeling L.J., Winckler C., Forkman B., Dimitrov I., Langbein J., Bakken M., Veissier I., Aubert A., 2007b. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology and Behavior*, 92 (3), 375-397.

Bossdorf O., Richards C.L., Pigliucci M., 2008. Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11 (2), 106-115.

Bovet D., Deputte B.L., 2009. Matching vocalizations to faces of familiar conspecifics in grey-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Folia Primatologica*, 80 (3), 220-232.

Bronfman Z.Z., Ginsburg S., Jablonka E., 2016. The transition to minimal consciousness through the evolution of associative learning. *Frontiers in Psychology*, 7, 1954.

Burgat F., 2011. *Une autre existence. La condition animale*, coll. Idées, Albin Michel, Paris, 394 p.

Cabanac M., Cabanac A.J., Parent A., 2009. The emergence of consciousness in phylogeny. *Behavioural Brain Research*, 198 (2), 267-272.

Call J., Tomasello M., 2008. Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*, 12 (5), 187-192.

Camazine S., Deneubourg J.-L., Franks N., 2001. *Self-Organization in Biological Systems*, coll. Princeton studies in complexity, Princeton University Press, Princeton (N.J.), 538 p.

Campan R., Scapini F., 2002. *Éthologie*, coll. Ouvertures psychologiques, De Boeck Supérieur, Paris.

Carruthers P., 2000. *Phenomenal Consciousness. A Naturalistic Theory*, Cambridge University Press, Cambridge, UK New York, 347 p.

Cassidy J., 2008. The nature of the child's ties. *In: Handbook of Attachment: Theory, Research, and Clinical Applications* (Cassidy J., Shaver P.R., eds), 2nd ed., Guilford Press, New York, 3-20.

Chandroo K.P., Duncan I.J.H., Moccia R.D., 2004. Can fish suffer? Perspectives on sentience, pain, fear and stress. *Applied Animal Behaviour Science*, 86 (3-4), 225-250.

Chapouthier G., 1992. *Les droits de l'animal*, coll. Que sais-je ?, Presses universitaires de France, Paris, 127 p.

Chapouthier G., 2001. *L'homme, ce singe en mosaïque*, coll. Sciences, Odile Jacob, Paris, 208 p.

Clayton N.S., Reboreda J.C., Kacelnik A., 1997. Seasonal changes of hippocampus volume in parasitic cowbirds. *Behavioural Processes*, 41 (3), 237-243.

Clayton N.S., Dickinson A., 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395 (6699), 272-274.

Condillac (Bonnot de) E., 1755. *Traité des animaux*, Éditions J. Vrin, Paris, 2004, 253 p.

Conradt L., Krause J., Couzin I.D., Roper T.J., 2009. "Leading according to need" in self-organizing groups. *American Naturalist*, 173 (3), 304-312.

Corballis M.C., 2013. Wandering tales: evolutionary origins of mental time travel and language. *Frontiers in Psychology*, 4, e485.

Coulon M., Deputte B.L., Heyman Y., Baudoin C., 2009. Individual recognition in domestic cattle (*Bos taurus*): evidence from 2D-images of heads from different breeds. *Plos One*, 4 (2), e4441.

Crespi L.P., 1942. Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *The American Journal of Psychology*, 55 (4), 467-517.

Crick F., Koch C., 1998. Constraints on cortical and thalamic projections: the no-strong-loops hypothesis. *Nature*, 391 (6664), 245-250.

Dally J.M., Emery N.J., Clayton N.S., 2006. Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*, 312 (5780), 1662-1665.

Damasio A.R., 1999. *Le sentiment même de soi : corps, émotions, conscience*, coll. Sciences, Odile Jacob, Paris, 380 p.

Damasio A.R., 2006. *Descartes' Error: Emotion, Reason and the Human Brain*, Vintage, London, 312 p.

Damasio A.R., 2010. *Self Comes to Mind: Constructing the Conscious Brain*, Pantheon Books, New York, 367 p.

Damasio A.R., 2012. *L'autre moi-même. Les nouvelles cartes du cerveau, de la conscience et des émotions*, coll. Poches sciences, Odile Jacob, Paris, 429 p.

Damasio A.R., Meyer K., 2009. Consciousness: an overview of the phenomenon and of its possible neural basis. *In: Neurology of Consciousness: Cognitive Neuroscience and Neuropathology* (Laureys S., Tononi G., eds), Elsevier Academic Press Inc, San Diego, 3-14.

Dantzer R., 1988. *Les émotions*, coll. Que sais-je ?, Presses universitaires de France, Paris, 121 p.

Darwin C., 1872. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, J. Murray, London, 367 p.

Dawkins C.R., 1976. *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford, 224 p.

DeGrazia D., 1996. *Taking Animals Seriously Mental Life and Moral Status*, Cambridge University Press, Cambridge New York, 302 p.

DeGrazia D., 2009. Self-awareness in animals. *In: The Philosophy of Animal Minds* (Lurz R.W., ed.), Cambridge University Press, 201-217.

Dehaene S., Changeux J.-P., Naccache L., Sackur J., Sergent C., 2006. Conscious, preconscious, and subliminal processing: a testable taxonomy. *Trends in Cognitive Sciences*, 10 (5), 204-211.

Dehaene S., Kerszberg M., Changeux J.P., 1998. A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95 (24), 14529-14534.

Dehaene S., Changeux J.P., 2011. Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron*, 70 (2), 200-227.

Dennett D.C., 1991. *Consciousness Explained*, Back Bay Books/Little, Brown and Company, New York, 528 p.

Denton D.A., 2005. *Les émotions primordiales et l'éveil de la conscience*, coll. Nouvelle bibliothèque scientifique, Flammarion, Paris, 363 p.

Derrida J., 2006. *L'animal que donc je suis*, coll. La philosophie en effet, Galilée, Paris, 218 p.

Descola P., 2005. *Par-delà nature et culture*, coll. Bibliothèque des sciences humaines, Gallimard, Paris, 623 p.

Desmoulin-Canselier S., 2009. Quel droit pour les animaux ? Quel statut juridique pour l'animal ? *Pouvoirs*, 131 (Les animaux), 43-56.

Desmoulin-Canselier S., 2014. De « l'espèce » aux « primates non humains » : origines, interprétations et implications des classifications gradualistes en droit. *In: Ranger l'animal. L'impact environnemental de la norme en milieu contraint exemples de droit colonial et analogies contemporaines, tome II* (de Mari É., Taurisson-Mouret D., Marguénaud J.-P., eds), Victoires Éditions, Paris, 34-50.

Destrez A., Deiss V., Levy F., Calandreau L., Lee C., Chaillou-Sagon E., Boissy A., 2013. Chronic stress induces pessimistic-like judgment and learning deficits in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 148 (1-2), 28-36.

De Veer M.W., Van Den Bos R., 1999. A critical review of methodology and interpretation of mirror self-recognition research in nonhuman primates. *Animal Behaviour*, 58, 459-468.

De Waal F., 1992. *La politique du chimpanzé*, Éditions du Rocher, Monaco, 211 p.

De Waal F., 2016. *Are We Smart Enough to Know How Smart Animals Are?*, W.W. Norton and Company, New York, 352 p.

De Waal F., 2016. *Sommes-nous trop « bêtes » pour comprendre l'intelligence des animaux ?*, Les liens qui libèrent, Paris, 407 p.

Doyle R.E., Fisher A.D., Hinch G.N., Boissy A., Lee C., 2010. Release from restraint generates a positive judgement bias in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 122 (1), 28-34.

Dretske F.I., 1995. *Naturalizing the Mind*, coll. The Jean Nicod lectures, MIT press, Cambridge (Mass.), 208 p.

Dumont B., Boissy A., 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*, 49 (3), 131-138.

Edelman G.M., Tononi G., 2000. *A Universe of Consciousness how Matter Becomes Imagination*, Basic Books, New York, 274 p.

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

Farjat G., 2002. Entre les personnes et les choses, les centres d'intérêts. Prolégomènes pour une recherche. *Revue trimestrielle du droit civil*, 221-243.

Faure J.-M., Le Neindre P., 2009. Domestication des espèces animales. *In: Éthologie appliquée. Comportements animaux et humains, questions de société* (Boissy A., Baudoin C., eds), Éditions Quæ, Versailles, 56-66.

Feinberg J., 1974. The rights of animals and unborn generations. *In: Philosophy and Environmental Crisis* (Blackstone W.T., ed), University of Georgia Press, Athens, 43-68.

Fiacconi C.M., Dekraker J., Kohler S., 2015. Psychophysiological evidence for the role of emotion in adaptive memory. *Journal of Experimental Psychology-General*, 144 (5), 925-933.

Fossat P., Bacque-Cazenave J., De Deurwaerdere P., Delbecque J.P., Cattaert D., 2014. Anxiety-like behavior in crayfish is controlled by serotonin. *Science*, 344 (6189), 1293-1297.

Gallistel C.R., 1990. *The Organization of Learning*, coll. Learning, development, and conceptual change, The MIT Press, Cambridge, Mass., London, 648 p.

Godfrey-Smith P., 1996. *Complexity and the Function of Mind in Nature*, coll. Cambridge studies in philosophy and biology, Cambridge University Press, Cambridge New York Melbourne, 311 p.

Gould S.J., Lewontin R.C., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 205 (1161), 581-598.

Griffin D.R., 1976. *The Question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience*, Rockefeller University Press, New York, 135 p.

Hager M.C., Helfman G.S., 1991. Safety in numbers - shoal size choice by minnows under predatory threat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29 (4), 271-276.

Haggard P., 2005. Conscious intention and motor cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 9 (6), 290-295.

Haggard P., 2008. Human volition: towards a neuroscience of will. *Nature Reviews Neuroscience*, 9 (12), 934-946.

Haggard P., Eimer M., 1999. On the relation between brain potentials and the awareness of voluntary movements. *Experimental Brain Research*, 126 (1), 128-133.

Hamilton W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7 (1), 1-52.

Hampton R.R., Hampstead B.M., Murray E.A., 2005. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) demonstrate robust memory for what and where, but not when, in an open-field test of memory. *Learning and Motivation*, 36 (2), 245-259.

Hare B., Brown M., Williamson C., Tomasello M., 2002. The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298 (5598), 1634-1636.

Hausberger M., Roche H., Henry S., Visser E.K., 2008. A review of the human-horse relationship. *Applied Animal Behaviour Science*, 109 (1), 1-24.

Hemsworth P.H., Boivin X., 2011. Human contact. *In: Animal Welfare* (Appleby M.C., Mench J.A., Olsson I.A.S., Hughes B.O., eds), Cabi Publisher, Wallingford, 246-262.

Hinde R.A., 1976. Describing relationships. *Journal of Child Psychology and Psychiatry and Allied Disciplines*, 17 (1), 1-19.

Kendrick K.M., Atkins K., Hinton M.R., Heavens P., Keverne B., 1996. Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behavioural Processes*, 38 (1), 19-35.

Knolle F., Goncalves R., Morton A.J., 2017. Sheep recognise familiar and unfamiliar human faces from two-dimensional images. *Royal Society Open Science*, 4, 171228.

Konok V., Nagy K., Miklosi A., 2015. How do humans represent the emotions of dogs? The resemblance between the human representation of the canine and the human affective space. *Applied Animal Behaviour Science*, 162, 37-46.

Krause J., Butlin R.K., Peuhkuri N., Pritchard V.L., 2000. The social organization of fish shoals: a test of the predictive power of laboratory experiments for the field. *Biological Reviews*, 75 (4), 477-501.

Laureys S., Owen A.M., Schiff N.D., 2004. Brain function in coma, vegetative state, and related disorders. *Lancet Neurology*, 3 (9), 537-546.

Le Neindre P., Guatteo R., Guémené D., Guichet J.-L., Latouche K., Leterrier C., Levionnois O., Mormède P., Prunier A., Serrie A., Servière J., 2009. *Douleurs animales : les identifier, les comprendre, les limiter chez les animaux d'élevage*, Inra-Expertise scientifique collective, Paris, 399 p.

Le Neindre P., Guatteo R., Guémené D., Guichet J.-L., Latouche K., Leterrier C., Levionnois O., Mormède P., Prunier A., Serrie A., Servière J., 2014. Animal pain: identifying, understanding and minimising pain in farm animals. *Advances in Animal Biosciences*, 5 (3), 281-348.

Le Neindre P., Bernard É., Boissy A., Boivin X., Calandreau L., Delon N., Deputte B., Desmoulin-Canselier S., Dunier M., Faivre N., Giurfa M., Guichet J.-L., Lansade L., Larrère R., Mormède P., Prunet P., Schaal B., Servière J., Terlouw C., 2017. Animal consciousness, EFSA external scientific report. *EFSA Supporting Publications*, *14,4, EFSA Journal*, published by John Wiley and Sons Ltd on behalf of European Food Safety Authority, 165 p., https://www.efsa.europa.eu/en/supporting/pub/1196e

Leroy C.-G., 1802. *Lettres philosophiques sur l'intelligence et la perfectibilité des animaux, avec quelques lettres sur l'homme. Par Charles-Georges Leroy sous le nom du phisicien de Nuremberg [...]*, Imprimerie de Valade, Paris, 328 p.

Lestel D., 2001. *Les origines animales de la culture*, Flammarion, Paris, 368 p.

Leventhal H., Scherer K., 1987. The relationship of emotion to cognition: a functional approach to a semantic controversy. *Cognition and Emotion*, 1 (1), 3-28.

Libet B., 1985. Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral and Brain Sciences*, 8 (4), 529-539.

Loiseau G., 2006. Pour un droit des choses. *Recueil Dalloz*, 44, 3015-3020.

Luque M.A., Perez-Perez M.P., Herrero L., Torres B., 2005. Involvement of the optic tectum and mesencephalic reticular formation in the generation of saccadic eye movements in goldfish. *Brain Research Reviews*, 49 (2), 388-397.

Lydic R., Baghdoyan H.A., 2005. Sleep, anesthesiology, and the neurobiology of arousal state control. *Anesthesiology*, 103 (6), 1268-1295.

Malinvaud P., 2015. L'animal va-t-il s'égarer dans le code civil ? *Recueil Dalloz*, (2), 87-88.

Marguénaud J.-P., 1998. La personnalité juridique des animaux. *Recueil Dalloz*, 205.

Marguénaud J.-P., 2015. Une révolution théorique : l'extraction masquée des animaux de la catégorie des biens. *La Semaine juridique*, 10-11, 495-501.

Marler P., Dufty A., Pickert R., 1986. Vocal communication in the domestic chicken. 2. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver. *Animal Behaviour*, 34, 194-198.

Marx K. [1845], 1953. Thèses sur Feuerbach. *In : L'idéologie allemande. Première partie Feuerbach* (Marx K., Engels F.), Éditions sociales, Paris, 83 p.

Mashour G.A., Alkire M.T., 2013. Evolution of consciousness: phylogeny, ontogeny, and emergence from general anesthesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 10357-10364.

McGreevy P.D., Oddie C., Burton F.L., Mclean A.N., 2009. The horse-human dyad: can we align horse training and handling activities with the equid social ethogram? *Veterinary Journal*, 181 (1), 12-18.

Mendl M., Burman O.H.P., Paul E.S., 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277 (1696), 2895-2904.

Mendl M., Burman O., Laughlin K., Paul E., 2001. Animal memory and animal welfare. *Animal Welfare*, 10, S141-S159.

Merker B., 2005. The liabilities of mobility: a selection pressure for the transition to consciousness in animal evolution. *Consciousness and Cognition*, 14 (1), 89-114.

Merker B., 2007. Consciousness without a cerebral cortex: a challenge for neuroscience and medicine. *Behavioral and Brain Sciences*, 30 (1), 63-134.

Merker B., 2013. The efference cascade, consciousness, and its self: naturalizing the first person pivot of action control. *Frontiers in Psychology*, 4, 20.

Merleau-Ponty M., 1995. *La nature. Notes, cours du Collège de France*, coll. Traces écrites, Éditions du Seuil, Paris, 380 p.

Metzinger T., 2009. *The Ego Tunnel: the Science of the Mind and the Myth of the Self*, Basic Books, New York, 276 p.

Moe R.O., Nordgreen J., Janczak A.M., Spruijt B.M., Bakken M., 2013. Effects of signalled reward type, food status and a mu-opioid receptor antagonist on cue-induced anticipatory behaviour in laying hens (Gallus domesticus). *Applied Animal Behaviour Science*, 148 (1-2), 46-53.

Morgan C.L., 1894. *An Introduction to Comparative Psychology with Diagrams*, W. Scott, London, 382 p.

Nagasawa M., Mitsui S., En S., Ohtani N., Ohta M., Sakuma Y., Onaka T., Mogi K., Kikusui T., 2015. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science*, 348 (6232), 333-336.

Nagel T., 1974. What is it like to be a bat? *Philosophical Review*, 83, 435-450.

Nowak R., Boivin X., 2015. Filial attachment in sheep: similarities and differences between ewe-lamb and human-lamb relationships. *Applied Animal Behaviour Science*, 164, 12-28.

Nussbaum M.C., 2005. Beyond "compassion and humanity": justice for nonhuman animals. *In: Animal Rights: Current Debates and New Directions* (Sunstein C.R., Nussbaum M.C., eds), Oxford University Press, Oxford, n.p.

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.

Panksepp J., 1998. The periconscious substrates of consciousness: affective states and the evolutionary origins of the SELF. *Journal of Consciousness Studies*, 5 (5-6), 5-6.

Panksepp J., 2005. Affective consciousness: core emotional feelings in animals and humans. *Consciousness and Cognition*, 14 (1), 30-80.

Panksepp J., 2011. Cross-species affective neuroscience decoding of the primal affective experiences of humans and related animals. *Plos One*, 6 (9), e21236.

Panksepp J., Northoff G., 2009. The trans-species core SELF: the emergence of active cultural and neuro-ecological agents through self-related processing within subcortical-cortical midline networks. *Consciousness and Cognition*, 18 (1), 193-215.

Parvizi J., Damasio A., 2001. Consciousness and the brainstem. *Cognition*, 79 (1-2), 135-160.

Paul E.S., Harding E.J., Mendl M., 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29 (3), 469-491.

Prato-Previde E., Custance D.M., Spiezio C., Sabatini F., 2003. Is the dog-human relationship an attachment bond? An observational study using Ainsworth's strange situation. *Behaviour*, 140, 225-254.

Premack D., Woodruff G., 1978. Does the chimpanzee have a theory of mind. *Behavioral and Brain Sciences*, 1 (4), 515-526.

Proust J., 1997. *Comment l'esprit vient aux bêtes. Essai sur la représentation*, coll. NRF essais, Gallimard, Paris, 391 p.

Proust J., 2003. *Les animaux pensent-ils ?*, coll. Le temps d'une question, Bayard, Paris, 195 p.

Raby C.R., Clayton N.S., 2009. Prospective cognition in animals. *Behavioural Processes*, 80 (3), 314-324.

Regan T. 1983. *The Case of Animal Rights*, University of California Press, Berkeley, 425 p.

Roberts W.A., 2002. Are animals stuck in time? *Psychological Bulletin*, 128 (3), 473-489.

Romanes G.J., 1887. *L'intelligence des animaux*, tome 2 : Les Vertébrés, Felix Alcan Ed., Paris.

Rosenthal R., 1970. Le préjugé du maître et l'apprentissage de l'élève. *Revue française de pédagogie*, 13 (1), 38-49.

Rousseau J.-J., 1755. *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes,* M.M. Rey Amsterdam.

Rowell T.E., Rowell C.A., 1993. The social-organization of feral ovis-aries ram groups in the pre-rut period. *Ethology*, 95 (3), 213-232.

Sander D., Grandjean D., Scherer K.R., 2005. A systems approach to appraisal mechanisms in emotion. *Neural Networks*, 18 (4), 317-352.

Scherer K.R., 2001. Appraisal considered as a process of multi-level sequential checking. *In: Appraisal Processes in Emotion: Theory, Methods, Research* (Scherer K.R., Schorr A., Johnstone T., eds), Oxford University Press, Oxford, 92-120.

Scott J.P., 1992. The phenomenon of attachment in human-nonhuman relationships. *In: The Inevitable Bond: Examining Scientist-Animal Interactions* (Davis H., Balfour D., eds), Cambridge University Press, Cambridge, 72-91.

Searle J.R., 1995. The mystery of consciousness. *New York Review of Books*, 42 (17), 60-66.

Seth A., 2009. Functions of consciousness. *In: Encyclopedia of Consciousness*, (Banks W.P., eds), Elsevier, 279-293.

Seth A., Baars B.J., Edelman D.B., 2005. Criteria for consciousness in humans and other mammals. *Consciousness and Cognition*, 14 (1), 119-139.

Singer P., 1990. *Animal Liberation: A New Ethics for Our Treatment of Animals*, Random House, New York, 1975, 301 p.

Singer W., 1993. Synchronization of cortical activity and its putative role in information-processing and learning. *Annual Review of Physiology*, 55, 349-374.

Smith J.D., Schull J., Strote J., Mcgee K., Egnor R., Erb L., 1995. The uncertain response in the bottle-nosed-dolphin (*Tursiops-truncatus*). *Journal of Experimental Psychology-General*, 124 (4), 391-408.

Soley F.G., Alvarado-Diaz I., 2011. Prospective thinking in a mustelid? *Eira barbara* (*Carnivora*) cache unripe fruits to consume them once ripened. *Naturwissenschaften*, 98 (8), 693-698.

Solms M., Panksepp J., 2012. The "Id" knows more than the "Ego" admits: neuropsychoanalytic and primal consciousness perspectives on the interface between affective and cognitive neuroscience. *Brain Sciences*, 2 (2), 147-175.

Steele M.A., Halkin S.L., Smallwood P.D., Mckenna T.J., Mitsopoulos K., Beam M., 2008. Cache protection strategies of a scatter-hoarding rodent: do tree squirrels engage in behavioural deception? *Animal Behaviour*, 75, 705-714.

Tibbetts E.A., 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 269 (1499), 1423-1428.

Tononi G., 2010. Information integration: its relevance to brain function and consciousness. *Archives italiennes de biologie*, 148 (3), 299-322.

Topál J., Gergely G., Erdohegyi A., Csibra G., Miklosi A., 2009. Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves, and human infants. *Science*, 325 (5945), 1269-1272.

Tulving E., 1972. Episodic and semantic memory. *In: Organization of Memory* (Tulving E., Donaldson W., eds), Academic Press, New York, 381-402.

Van Der Harst J.E., Fermont P.C.J., Bilstra A.E., Spruijt B.M., 2003. Access to enriched housing is rewarding to rats as reflected by their anticipatory behaviour. *Animal Behaviour*, 66, 493-504.

Vauclair J., 1992. *L'intelligence de l'animal*, coll. Science ouverte, Éditions du Seuil, Paris, 241 p.

Veissier I., Boissy A., Desire L., Greiveldinger L., 2009. Animals' emotions: studies in sheep using appraisal theories. *Animal Welfare*, 18 (4), 347-354.

Veissier I., Boissy A., Nowak R., Orgeur P., Poindron P., 1998. Ontogeny of social awareness in domestic herbivores. *Applied Animal Behaviour Science*, 57 (3-4), 233-245.

Von Uexküll J., 1965. *Mondes animaux et monde humain, suivi de Théorie de la signification*, Denoël, Paris, 188 p.

Ward L.M., 2011. The thalamic dynamic core theory of conscious experience. *Consciousness and Cognition*, 20 (2), 464-486.

Whiten A., Byrne R.W., 1988. Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 11 (2), 233-244.

Auteurs et éditeurs de l'ouvrage

Coordination éditoriale et scientifique

Pierre Le Neindre, ancien directeur de recherche de l'Inra et président du centre de recherche Inra Val de Loire. Spécialiste du bien-être animal, expert pour l'EFSA et l'Anses. Il est le responsable de l'expertise scientifique collective sur la conscience animale de l'Inra.

Muriel Dunier, directrice de recherche de l'Inra, chef de projet de l'expertise scientifique collective sur la conscience animale pour la DEPE (Délégation à l'expertise scientifique collective, à la prospective et aux études) de l'Inra à Paris.

Raphaël Larrère, ancien directeur de recherche de l'Inra, agronome et sociologue. Il dirige la collection Sciences en questions (Éditions Quæ, Versailles).

Patrick Prunet, directeur de recherche au Laboratoire de physiologie et de génomique des poissons de l'Inra de Rennes. Physiologiste sur les poissons, ancien directeur de l'unité et coordinateur de projets européens.

Auteurs-contributeurs de l'ouvrage (par ordre alphabétique)

Alain Boissy et Xavier Boivin chercheurs à l'UMR 1213 Herbivores, Inra, Vetagro Sup, Centre Auvergne-Rhône-Alpes, Saint-Genès Champanelle.

Ludovic Calandreau, chercheur à UMR 85 Physiologie de la reproduction et des comportements Inra Val de Loire-CNRS-Université de Tours-IFCE, Nouzilly.

Nicolas Delon, ancien chercheur à l'Environmental Studies and Animal Studies, New York University, USA.

Bertrand Deputte, professeur émérite de l'École nationale vétérinaire de Maisons-Alfort, ancien chercheur CNRS.

Sonia Desmoulin-Canselier, juriste UMR CNRS 6297, laboratoire de Droit et Changement social, Faculté de droit de Nantes.

Muriel Dunier, chef de projet à la Délégation à l'expertise scientifique collective, à la prospective et aux études, Inra, Paris.

Nathan Faivre, chercheur UMR 8174, Centre d'économie de la Sorbonne, CNRS, Paris.

Jean-Luc Guichet, CAREF, École supérieure du professorat et de l'éducation de Beauvais, Université de Picardie-Jules-Verne, Beauvais.

Léa Lansade, chercheur UMR 85 Physiologie de la reproduction et des comportements, Inra Val de Loire-CNRS-Université de Tours-IFCE, Nouzilly.

Raphaël Larrère et Pierre Le Neindre, anciens chercheurs, directeurs de recherche de l'Inra, 147, rue de l'Université, Paris.

Pierre Mormède, chercheur émérite UMR 1388 Inra-INPT GenPhySE-Université de Toulouse-ENVT, Castanet-Tolosan.

Patrick Prunet, chercheur UR 1037 Laboratoire de physiologie et génomique des poissons, Inra, 35042 Rennes.

Jacques Servière, ancien chercheur de l'Inra, 147, rue de l'Université, Paris.

Claudia Terlouw, chercheur UMR 1213 Herbivores, Inra, Vetagro Sup, Centre Auvergne-Rhône-Alpes, Saint-Genès-Champanelle.

Recherche bibliographique et travail documentaire : Émilie Bernard, UMR Pegase, Inra, Agrocampus Ouest, Saint-Gilles.

Auteurs-contributeurs de l'expertise scientifique collective de l'Inra sur la conscience animale (par ordre alphabétique)

Les experts suivants, de divers milieux académiques, ont contribué à ce travail de 2015 à 2017 :

Alain Boissy, Xavier Boivin, Ludovic Calandreau, Nicolas Delon, Bertrand Deputte, Sonia Desmoulin-Canselier, Muriel Dunier, Nathan Faivre, Martin Giurfa (UMR 5169, CNRS Toulouse), Jean-Luc Guichet, Léa Lansade, Raphaël Larrère, Pierre Le Neindre, Pierre Mormède, Patrick Prunet, Benoist Schaal (CSG, CNRS, Dijon), Jacques Servière, Claudia Terlouw.

Recherche bibliographique et travail documentaire : Émilie Bernard, UMR Pegase, Inra, Agrocampus Ouest, Saint-Gilles.

Coordination éditoriale : Sylvie Blanchard
Édition : Juliette Blanchet
Mise en page et infographies : Paul Mounier-Piron

Dépôt légal : septembre 2018

La conscience est définie chez l'homme comme l'expérience subjective de son environnement, de son propre corps et/ou de ses propres connaissances. Postulée dans le passé, tant par des philosophes que par des scientifiques, l'existence d'une forme de conscience chez les animaux a été confortée par les récents apports des neurosciences, des sciences cognitives et de l'éthologie.

Cet ouvrage synthétise les résultats d'une expertise scientifique collective (ESCo) réalisée par l'Inra à la demande de l'Autorité européenne de sécurité alimentaire. Les auteurs, chercheurs des diverses disciplines mobilisées, ont analysé les données scientifiques et philosophiques publiées portant sur les capacités émotionnelles, cognitives et métacognitives des animaux, ainsi que sur les structures cérébrales et les réseaux neuronaux associés. Ils les ont mises en regard de ce qui est connu sur la conscience chez les humains.

Il en ressort que les animaux, êtres sensibles, ont une capacité à éprouver des émotions, à gérer des situations complexes et à évaluer leurs savoirs propres. Ils peuvent aussi planifier des actions par rapport à leur expérience et gérer des relations sociales complexes entre eux et avec les humains. La mise en convergence de l'ensemble de ces connaissances permet d'argumenter en faveur de l'existence de formes de conscience chez certains animaux. En outre, les résultats suggèrent une complexité très variable en fonction de l'histoire de vie de chaque espèce.

Ce livre a été coordonné par quatre directeurs de recherche à l'Inra : **Pierre Le Neindre**, ancien président du centre Inra Val de Loire, **Muriel Dunier**, chef de projet de cette expertise pour la Délégation à l'expertise scientifique collective, à la prospective et aux études (DEPE), **Raphaël Larrère**, agronome et sociologue, et **Patrick Prunet**, spécialiste en physiologie et génomique des poissons.

Couverture : Chèvre et chevreau © Bar Check/Fotolia#198110835.

24 €

ISBN : 978-2-7592-2870-6

9 782759 228706

ISSN : 2115-1229

Réf. : 02651

éditions Quæ

Éditions Cirad, Ifremer, Inra, Irstea
www.quae.com

INRA SCIENCE & IMPACT