

COLLEGE SCIENCES & TECHNOLOGIES POUR L'ENERGIE ET L'ENVIRONNEMENT DE LA COTE BASQUE
Université de Pau et des Pays de l'Adour

Licence Biologie des Organismes

La Théorie de l'Esprit chez *Corvus monedula* à l'état sauvage



Stage effectué du 12 mars au 18 mai 2018 au :
Centre de l'Ecologie et de la Conservation, Département de Recherche sur la Cognition Sauvage
University of Exeter, Penryn Campus
TR109FE Cornwall, UK
Sous la direction de Mr McIvor Guillam

« Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de L'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil »

Remerciement

Je remercie tout d'abord le professeur Dave Hogson, directeur du Centre de l'écologie et de la conservation pour m'avoir accueillie, ainsi que le responsable du groupe de recherche sur la cognition sauvage et maître de conférence Alex Thornton pour sa supervision.

Je tiens également à remercier mon maître de stage le Dr Guillam McIvor pour son encadrement, son humour et sa faculté à me trouver des surnoms toujours plus improbables. Merci à la doctorante Victoria Lee pour sa gentillesse et sa disponibilité.

Je souhaite remercier tout particulièrement la Dr Camille Coye pour son aide très très très précieuse, sa bonne humeur (ses blagues que seuls les plus grands esprits peuvent apprécier et un sourire dont on ne se lasse pas) et sa générosité excessive. Ainsi que Maxime Lauvergeon, fidèle voisin de bureau, également pour son aide, son soutien moral (dans les phases critiques de terrain boueux comme dans les journées de décadence mentale au bureau) ainsi que pour ses capacités narratives hors du commun qui ont bien animées nos soirées. Merci à vous deux pour tous les bons moments passés ensemble et j'espère de tout cœur qu'il y en aura d'autres.

Un grand merci également à tous les membres du *Cornish Jackdaw Project* et aux occupants du bureau MG18 pour la bonne ambiance et la convivialité qui ont contribué à faire de mon stage une expérience formidable.

Avant-propos

Le groupe de recherche sur la cognition sauvage dans le centre de l'écologie et de la conservation de l'Université d'Exeter, Campus de Penryn, cherche à déterminer comment les mécanismes mentaux sont influencés par l'environnement naturel des animaux (y compris les Hommes) et comment la capacité d'apprendre des autres peut influencer les comportements individuels et de groupes. Pour cela, deux principaux projets sont en cours, le *Kalahari Meerkat Project* et le projet sur lequel nous nous pencherons plus en détails, le *Cornish Jackdaw Project*.

C'est dans le cadre du *Cornish Jackdaw Project*, qui est financé par la « British Ecological Society » et le « Biotechnology and Biological Sciences Research Council » (BBSRC) que j'ai effectué mon stage. Ce projet a pour but de mieux comprendre les comportements et la cognition des corvidés au travers de la Corneille, avec un intérêt particulier sur l'impact de l'environnement et de ses différents facteurs puisqu'il s'agit de corneilles sauvages alors que la majorité des études sur les corvidés ont été effectuées en captivité. Ce projet repose notamment sur un suivi à long terme de la population et de la reproduction des corneilles, instauré en 2012.

Mes missions lors de stage étaient d'effectuer l'analyse des données de l'expérience testant la Théorie de l'Esprit chez les Corneilles des clochers, qui fera l'objet de ce rapport, mais aussi de mettre en place un suivi RFID (« Radio Frequency Identification ») des populations dans les différents sites afin d'en faciliter le suivi à long-terme. Enfin, mon travail de terrain consistait également à participer à la collecte de données sur ces mêmes populations (suivi journalier de l'avancement du nid, de la ponte, de la croissance des poussins, capture et bagage de jour et de nuit...) dans le cadre du suivi annuel de la reproduction des Corneilles des clochers.

Table des matières

I. Introduction	1
II. Matériel et méthode	4
A. Espèce étudiée	4
B. Lieu et population d'étude	4
C. Protocole expérimental	5
D. Analyses	6
1. Variables étudiées	6
2. Analyses statistiques	7
III. Résultats	8
A. Variable 'Fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé'	8
B. Etude de la fréquence de cris d'alarme du capturé par traitement	8
1. Fréquence des cris d'alarme par traitement	9
2. Influence des point extrêmes	9
C. Fréquence de cris d'alarme du capturé et temps de retour	9
1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par traitement en fonction du temps	10
2. Fréquence d'émission de cris d'alarme et temps de retour indépendamment du traitement	10
D. Influence du genre du capturé sur la fréquence d'émission de cris d'alarme	10
1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par genre et par traitement	11
2. Fréquence d'émission de cris d'alarme par genre indépendamment du traitement	11
E. Fréquence d'émission de cris d'alarme en fonction du site	12
1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par site et par traitement	12
2. Fréquence d'émission de cris d'alarme par site indépendamment du traitement	12
.....	12
F. Influence du taux de vocalisation des oiseaux voisins sur la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé	13
1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par taux de vocalisation des oiseaux voisins et par traitement	13
2. Fréquence d'émission de cris d'alarme par taux de vocalisations des oiseaux voisins indépendamment du traitement	14
3. Effet site sur le taux de vocalisation des voisins indépendamment du traitement	14
IV. Discussion	15
V. Conclusion	17
Bibliographie	18
Annexes	20

I. Introduction

La théorie de l'esprit (Theory of Mind, ou ToM) chez l'Homme est la capacité de se représenter et d'avoir des pensées sur la conscience d'autrui. Cette capacité nous permet de raisonner sur ce que l'autre croit et ressent (Veenman, Wilhelm, & Beishuizen, 2004). Le terme « Théorie de l'Esprit » ne désigne donc pas une théorie psychologique mais bel et bien une aptitude cognitive (Duval et al., 2011).

De par sa complexité, la ToM a longtemps été attribuée seulement aux humains. En effet, une des premières avancées dans la compréhension de la cognition humaine a été faite lors de la découverte d'un changement cognitif important chez les enfants passant de 3 à 4 ans (Wimmer & Perner, 1983). A cet âge, les enfants acquièrent la capacité d'attribution de différents niveaux de connaissance à des individus (ou soi-même et un autre individu). C'est une étape importante dans le développement de l'enfant mais aussi dans l'évolution humaine en général (Bugnyar, 2011). L'attribution de connaissance permet l'apparition de la collaboration au sein d'un groupe et le partage d'objectifs (Gowlett, Gamble, & Dunbar, 2012). Cependant, cette étape n'est que le début du développement du circuit cognitif permettant ensuite l'émergence des différents niveaux de la Théorie de l'Esprit.

Au niveau le plus simple, la Théorie de l'Esprit reflète la capacité d'un individu à se représenter l'état mental d'un autre, c'est à dire prendre conscience de la conscience d'autrui (Coricelli, 2005). Il s'agit de capacités épistémiques (Duval et al., 2011). Avec des capacités cognitives plus développée, un individu devient capable de se faire une représentation du « paradigme mental » d'un autre individu (Duval et al., 2011). Cela lui permet alors d'attribuer, en plus des connaissances, des états mentaux comme des sentiments et des volontés (Yerkes, The, Methods, & Mar, 2018). Cela relève alors de capacités volitionnelles (Duval et al., 2011). Les états mentaux diffèrent pour une même situation selon le contexte et le vécu de l'individu (Flavell, 1979). Après avoir pris conscience de son propre état mental et de celui des autres, l'individu peut devenir capable de contrôler et de planifier ses réactions pour atteindre un objectif (Gombert, 1990).

La Théorie de l'Esprit s'est hypothétiquement développée chez l'Homme avec l'évolution de la sociabilité. Certains auteurs ont suggéré que la nécessité d'entretenir des interactions sociales au sein d'un groupe aurait permis l'émergence de ces capacités (Gowlett et al., 2012). La fonction sociale chez l'Homme est très importante. En effet, la capacité d'extraire et de partager des informations confèrerait un avantage dans l'acquisition de ressources, de territoires, la défense et la survie de manière générale (Thornton, Clayton, & Grodzinski, 2012).

Selon l'hypothèse de la fonction sociale de l'intellect, c'est la capacité à survivre dans une politique dynamique et un contexte social complexe qui serait à l'origine du développement de l'intelligence des primates (Humphrey, 1976). Dans cette hypothèse, l'égoïsme de l'animal social est tempéré par la sympathie, et la tendance à s'identifier aux autres en s'attribuant leurs objectifs (Jolly, 1966). D'autres espèces présentent un comportement social apparent, et pourraient donc avoir développé des capacités analogues à une Théorie de l'Esprit rudimentaire (Goldman, 2012). Au cours des dernières décennies, les recherches étudiant la présence de telles capacités ont donc été conduites sur des animaux ayant un comportement social marqué (Greggor, Clayton, Fulford, & Thornton, 2016).

Des études ont ainsi été réalisées chez des primates non-humains, du fait de leur proximité phylogénétique avec les Hommes et de leur vie sociale complexe. Elles ont mis en évidence des capacités relatives à la ToM rudimentaire. Par exemple, une étude effectuée sur des

macaques rhésus (*Macaca mulatta*) suggère qu'ils sont capables d'attribuer des connaissances à un congénère en suivant leur regard (Drayton & Santos, 2017). Ces résultats suggèrent donc une possible homologie évolutive entre humains et primates non-humains (i.e. capacité héritée d'un ancêtre commun) (Emery & Clayton, 2004). La présence de ces capacités chez des espèces plus anciennes de la lignée humaine met en évidence que la ToM n'est pas seulement propre à l'Homme et peut donc être présente chez d'autres espèces auxquelles elle conférerait également un avantage.

D'autres études se sont donc intéressées à la présence de capacités cognitives relatives à la Théorie de l'Esprit chez des mammifères plus distants phylogénétiquement. Une théorie de l'esprit rudimentaire a ainsi été démontrée chez les chiens, candidats grâce aux loups, leurs ancêtres sociaux, ainsi que du fait de leur évolution largement influencée par les humains. En particulier, il a été démontré que les chiens domestiques sont capables d'attribuer la prise d'information à une perception, et donc des niveaux de connaissances différents selon la capacité de perception de l'individu (Maginnity, 2007). La mise en évidence de cette capacité chez une espèce aussi éloignée phylogénétiquement de l'Homme a remis en perspective l'origine d'une théorie de l'esprit rudimentaire. Désormais, la communauté scientifique considère qu'elle pourrait être présente chez diverses espèces, à des niveaux plus moins importants selon les individus mais aussi selon leurs relations intra et interspécifique et leur niveau de sociabilité (Schwab, Bugnyar, & Kotrschal, 2008).

L'étude d'espèces plus éloignées pourrait donc révéler des capacités analogues (i.e. résultant d'une convergence évolutive sous des pressions de sélection similaires) à la Théorie de l'Esprit chez l'Homme. Une comparaison des caractéristiques socio-écologiques d'espèces présentant ces capacités analogues permettrait d'éclaircir les facteurs favorisant leur émergence et donc de mieux comprendre les origines évolutives de la Théorie de l'Esprit, notamment au sein de notre espèce. Par conséquent, des études testant des capacités analogues à la théorie de l'esprit ont été menées chez des espèces présentant un comportement social marqué au sein de taxa plus distants évolutivement de la lignée humaine. Du fait de leur vie sociale complexe, les corvidés sont un modèle de choix pour l'étude d'analogues de la Théorie de l'Esprit (Bíla, Beránková, Veselý, Bugnyar, & Schwab, 2017). En effet les corvidés sont monogames et restent appariés, pour la plupart, durant toute leur vie (Schwab et al., 2008). Les partenaires développent alors un lien social fort, une caractéristique que l'on retrouve chez de nombreux primates et qui constitue peut-être un des moteurs de l'évolution de la cognition dans la lignée humaine (Lehmann, Korstjens, & Dunbar, 2007). De plus, certains corvidés ayant fait l'objet d'expérimentations en captivité semblent posséder des capacités cognitives développées (Seed, Emery, & Clayton, 2009). Par exemple, une équipe autrichienne a testé la capacité du corbeau *Corvus corax* à attribuer des connaissances à un individu (Bugnyar, 2011). Cette étude a démontré que *Corvus corax* est capable de prédire le comportement d'un congénère et ses intentions par rapport à ses connaissances lors de la recherche de nourriture. Toutefois, la pertinence de cette étude, conduite sur des sujets captifs, vis-à-vis de l'évolution de capacités cognitives complexes reste limitée. En effet, dans ces conditions, il est impossible de confirmer que les capacités cognitives mises en évidence sont présentes spontanément dans les populations sauvages. Il est donc possible que les capacités observés soient des adaptations spécifiques aux conditions de l'expérimentation (Thornton et al., 2012). La Théorie de l'Esprit n'a jamais été mise en évidence chez les corvidés ni chez aucune espèce d'oiseau à l'état sauvage.

La Corneille des clochers compte parmi les corvidés ayant développé un système social colonial marqué, en opposition à des systèmes sociaux plus simples comme celui du Geai du Mexique (Clayton & Emery, 2007). L'étude des capacités cognitives de Corneilles des clochers dans leur environnement naturel pourrait donc offrir de nouvelles perspectives en termes de

compréhension du comportement et de la cognition de populations de corvidés sauvages et permettrait ainsi d'ouvrir de nouvelles pistes sur l'origine de capacités analogues à la Théorie de l'Esprit humaine dans le règne animal.

Cette étude teste la capacité des Corneilles des clochers à prendre conscience d'un niveau de connaissance différent entre deux individus d'un même couple dans leur habitat naturel. Plus particulièrement, nous nous sommes intéressés à une épreuve de la Théorie de l'Esprit : l'épreuve épistémique, testant la capacité d'attribuer des niveaux de connaissance différents à des individus (Duval et al., 2011). Nous avons donc créé une situation où l'un des deux membres du couple a une information supplémentaire sur un danger.

Pour cela, nous avons conduit une expérience reposant sur la capture au nichoir d'un des membres d'un couple dans deux conditions différentes. Dans la première condition, le partenaire du sujet capturé est présent et ses cris d'alarmes sont diffusés par un haut-parleur (en plus d'éventuels cris émis spontanément par l'individu). Dans cette condition, qui correspond au traitement positif, les deux individus ont le même niveau de connaissances. Nous ne prédisons donc pas de comportement de prévention (se traduisant par l'émission de cris d'alarme) de la part du sujet capturé.

Dans la deuxième condition, le sujet est capturé en l'absence de son partenaire, et le haut-parleur diffuse les cris d'alarme d'un oiseau voisin. Dans cette condition, qui correspond au traitement négatif, les individus ont des niveaux de connaissances différents. Nous prédisons donc que, si la Corneille des clochers est capable d'adapter son comportement au niveau de connaissance d'autres individus (capacités épistémiques), le capturé adoptera un comportement de prévention plus important à l'égard de son partenaire et émettra donc plus de cris d'alarme que dans le traitement positif.

II. Matériel et méthode

Le protocole mis en place lors de cette expérience a été conçu pour répondre aux contraintes de temps et d'espace de la zone d'étude et des Corneilles des clochers.

A. Espèce étudiée

La Corneille des clochers, ou Choucas des tours (*Corvus monedula*, Figure 1) présente un rapport taille du corps / taille du cerveau comparable à celui des primates (voir Annexe 1 pour une comparaison entre chimpanzés et corvidés), chez lesquels la Théorie de l'Esprit a déjà été étudiée (Emery & Clayton, 2004). C'est une espèce eurasiatique dont la population est stable et qui fait l'objet de nombreux suivis ornithologiques facilités par son mode de vie sédentaire et territorial. Elle se distingue des autres espèces de corvidés par la présence de fines plumes à la base d'un bec noir, d'une taille relativement petite (34 à 39 cm), mais surtout par ses yeux clairs et son plumage plus clair autour de la tête (Group, 2008). C'est une espèce omnivore dont les besoins protéiques importants au stade juvénile rendent le nourrissage de la couvée par les parents essentiel (Society, 2018). La Corneille des clocher vit en couple dans les bosquets peu couverts, les ruines et les bordures de champs.



Figure 1: Couple de Corneilles des clochers

Les Corneilles des clochers ne présentent pas de dimorphisme sexuel flagrant et la différenciation male/femelle s'effectue principalement grâce à l'observation du comportement et au prélèvement de sang récupéré lors du bagage.

B. Lieu et population d'étude



Figure 2: *Corvus monedula* à l'entrée de son nichoir

Le suivi de la population de Corneilles de Cornouailles par le centre d'écologie et de conservation d'Exeter est effectué sur plus de 100 nichoirs présents en petite partie sur le campus et en majorité aux abords des champs et fermes alentours. Les nichoirs du site d'étude sont numérotés (Figure 2) et possèdent un toit amovible permettant la mesure et le comptage des œufs, la pesées des juvéniles et l'évaluation de l'avancement du nid grâce à un suivi régulier (tous les jours après la première ponte). Ces nids artificiels sont séparés par des distances réalistes allant de 5 à 30m (Woods, Kings, McIvor, & Thornton, 2018). Les nids comportent de 2 à 6 œufs par an, et sont construits et habités seulement pendant la période de reproduction (Society, 2018). Les couples et la descendance issue de leur reproduction sont bagués, permettant une identification individuelle qui s'élève aujourd'hui à plus de 1900 oiseaux identifiés depuis 2012. Ce suivi et la présence de couples majoritairement identifiés dans ces nichoirs facilitent grandement la mise en place de cette étude qui vise à étudier le comportement couple par couple au sein de leur habitat.

L'expérience a été effectuée sur des nichoirs placés à Stithians (50°11'26"N, 5°10'51"W) et Pencoose (50°11'56"N, 5°10'9"W), où les Corneilles vivent en colonies. Les deux sites se

trouvent au Sud-Est de l'Angleterre, en Cornouailles (UK), et sont espacés d'environ 1,5km (Annexe 2). Stithians est un petit village d'environ 1.562 habitants en 2016 et les nichoirs de l'étude sont situés dans le cimetière et les champs privés à proximité (Figure 3, A). Le second site d'expérience se trouve sur les terres d'une ferme de la commune de Pencoose, où des nichoirs du *Cornish Jackdaw Project* sont établis depuis 2012 (Figure 3, B).



Figure 3: Image satellite des zones d'étude, A: Champs et village de Stithians (Nichoirs numérotées Yxx), B: Ferme de Pencoose (Nichoirs numérotées Zxx), source : Google Earth

C. Protocole expérimental

L'expérience a été répétée plusieurs fois sur différents nichoirs mis en place au début du *Cornish Jackdaw Project*. L'intervalle de temps pendant lequel il est possible de réaliser l'expérience est restreint par le mode de vie des Corneilles. En effet, il est impossible d'effectuer cette expérience en dehors de la période de reproduction car les individus abandonnent les nichoirs (Society, 2018). De plus, la capture engendre un stress conséquent, et il est nécessaire d'attendre que les juvéniles soient nés pour éviter qu'un mouvement de panique des parents ne brise les œufs. Il y a également un risque que le traumatisme engendré dissuade les parents de revenir au nichoir s'occuper des juvéniles. Il est donc préférable d'attendre que les juvéniles soient assez autonomes pour survivre par eux-mêmes, c'est-à-dire juste avant qu'ils quittent le nid, mais lorsque le nourrissage est encore nécessaires pour que les adultes aient une motivation pour retourner au nichoir. Les Corneilles des clochers ont une période de ponte (entre mars et avril) et de nourrissage (suite à l'éclosion, qui survient après une vingtaine de jours d'incubation) asynchrone par couple (Lockie, 1955; Society, 2018). Cela ne laisse donc qu'un intervalle de temps de quelques jours par an pour chaque nichoir, et l'expérience a dû être réalisée sur plusieurs années. Afin de garantir la comparabilité des résultats, les mêmes conditions ont été respectées durant toute la durée de l'expérimentation (de 2014 à 2017).

Avant le début de l'expérience, un poste d'observation camouflé est mis en place et le piège permettant de refermer l'entrée du nichoir à distance est installé. Un expérimentateur attend alors le retour d'un des deux membres du couple dans le nichoir pour déclencher la fermeture de la porte et emprisonner l'individu. Il y a ensuite deux possibilités, dépendant de la présence

(ou l'absence) du partenaire du sujet capturé. La décision du traitement appliqué ne donc dépend pas de l'expérimentateur mais bel et bien de la présence ou non du partenaire dans la zone.

Si le partenaire est présent lors de la capture et se manifeste par des cris d'alarme, un haut-parleur installé à proximité du nichoir diffuse un 'playback' des cris d'alarme de ce même oiseau. Ainsi, on s'assure que le capturé a conscience de la présence de son partenaire lors de la capture, et que ce dernier a conscience du danger. Le nichoir est alors référencé comme ayant subi le traitement positif « own ».

A l'inverse si le partenaire est absent lors de la capture, un 'playback' des cris d'alarme d'un oiseau voisin est diffusé. Ainsi le capturé entend des cris d'alarme dans cette condition également, mais pas ceux de son partenaire. Le partenaire est naïf par rapport au danger et le capturé est supposé en avoir conscience. Le nichoir est alors référencé comme ayant subi le traitement négatif « neighbour ».

Il a déjà été démontré que les Corneilles de clochers sont capables d'identifier les cris de leur partenaires, et ceux des autres membres de leur colonie (Woods et al., 2018). L'utilisation d'un 'playback' dans chacun des traitements nous permet donc de nous assurer que les sujets ont conscience de la présence (ou de l'absence) de leur partenaire grâce aux cris diffusés, tout en garantissant la comparabilité entre les traitements. Avant cette expérience, les enregistrements des playbacks ont été effectués en marchant directement vers les oiseaux d'intérêts (sans les lâcher du regard) ce qui déclenchait une émission de cris d'alarme. Ces cris ont été enregistrés et référencés par individu pour être ensuite édités sous forme d'une bande son prête à être diffusée au pied de l'arbre où se trouve le nichoir cible (Woods et al., 2018).

Suite à la fermeture du piège et à la diffusion de cris, l'individu présent dans le nichoir est capturé (et bagué s'il ne l'est pas déjà) et emmené hors de la zone d'étude.

L'expérience débute lorsque l'oiseau capturé est relâché. L'observateur filme alors toute interaction aux abords du nichoir (interaction d'oiseaux entre eux ou d'un oiseau avec le nichoir). L'heure de chaque interaction est notée ainsi qu'une description des comportements observés, et l'expérience se termine lorsque le capturé reprend un comportement dit « normal » et qu'il n'a plus de méfiance visible envers le nichoir : retour à l'intérieur du nichoir ou nourrissage des juvéniles.

Dans un souci d'économie de batterie (l'expérience pouvant durer plusieurs heures), la caméra était éteinte en l'absence d'oiseaux aux abords du nichoir. Chaque expérience comporte donc plusieurs vidéos de durées variables selon les interactions survenues. Ce format compliquant l'analyse vidéo à l'aide d'un logiciel, les mesures comportementales ont dû être effectuées à la main.

D. Analyses

1. Variables étudiées

La variable principale de ce jeu de données est la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé à son retour dans la zone (correspondant au nombre de cris émis rapporté à la durée de l'expérience en minutes), notre hypothèse étant qu'un comportement de prévention se manifesterait principalement au travers de ce comportement.

Des informations sont également relevées concernant divers facteurs susceptibles d'influencer les comportements du capturé. Tout d'abord, l'heure de libération et l'heure de retour dans la zone sont relevées pour calculer le laps de temps séparant la libération et le retour du capturé dans la zone. En effet, si le traumatisme de la capture remonte à plusieurs heures, le capturé pourrait être moins enclin à avoir un comportement de prévention que si celle-ci s'est déroulée quelques minutes auparavant. La durée de l'expérience pouvait aussi être déduite des heures de libération et de retour à la normale. Toutefois cette variable étant fortement corrélée au délai de retour à la zone (corrélation de Spearman $S = 442$, $\rho = 0,67$, $p\text{-value} = 0,01$) nous ne l'avons pas incluse aux analyses.

Ensuite, le genre du capturé est relevé. Ce facteur est susceptible d'influencer la fréquence d'émission des cris d'alarme puisque, la femelle s'occupant principalement de la couvaison pendant cette période, le male serait plus enclin à la défense du nid et donc susceptible de vocaliser plus (Lockie, 1955).

De même, l'émission de vocalisations par les voisins du couple pourrait influencer le comportement des sujets, puisqu'il a été démontré que les Corneilles des clochers vocalisent en groupe en réponse à un danger signalé par un individu, afin d'effrayer un potentiel prédateur (Woods et al., 2018). Nous avons donc relevé la fréquence de vocalisations (nombre de vocalisations rapporté à la durée d'expérience, en minutes) des Corneilles présentes lors de l'expérimentation pour chaque essai, et classifié les valeurs en trois catégories: low ($<0,5$ cris/min), médium (entre 0,5 et 1 cris/min), high (> 1 cris/min).

Enfin, l'étude ayant été réalisée sur deux sites différents bien que proche géographiquement, la différence d'activité entre les champs de Stithians et la ferme de Pencoose pourrait influencer sur les réactions des Corneilles par rapport à la présence humaine. Cette variable sera donc étudiée à la fois par rapport aux fréquences d'émission de cris d'alarme du capturé et par rapport aux vocalisations des voisins.

2. Analyses statistiques

Les données relevées pour chaque essai ont été consignées dans un tableau Excel puis analysées avec le logiciel R (packages : dplyr, ggplot2, pastec, plotrix). Une importance particulière est accordée au comportement du capturé, notamment à sa fréquence d'émission de cris d'alarme au cours de l'expérience. Un seuil de significativité $\alpha = 0,05$ a été utilisé pour tous les tests statistiques.

Après avoir évalué la distribution de la fréquence de cris d'alarme émis par le sujet, un test de Wilcoxon-Mann-Whitney a été réalisé afin de déterminer si cette variable diffère entre les traitements expérimentaux. Enfin, l'influence de chaque point expérimental sur la variable d'intérêt (i.e. 'fréquence d'émission de cris d'alarme par le capturé') a été évalué graphiquement à l'aide d'un graphique d'influence des points et par les distances de Cook, dans le but de déterminer si l'exclusion de points extrêmes était nécessaire et justifiée.

Un test de corrélation de Spearman a ensuite été réalisé afin de déterminer si la fréquence de vocalisation du sujet variait en fonction du laps de temps séparant la capture et le retour au nichoir. L'analyse a été réalisée séparément sur les données de chaque traitement expérimental et, dans un second temps, sur les données totales de l'expérience (i.e. traitements expérimentaux combinés).

Pour continuer, d'autres variables susceptibles d'influencer la fréquence notre variable d'intérêt ont été étudiées, selon le même schéma d'analyse : tout d'abord en s'intéressant à l'impact de

la variable sur la fréquence d'émission de cris d'alarme par traitement. Dans un second temps, et en l'absence de significativité, en s'intéressant à l'impact de la variable sans considération du traitement (afin d'en vérifier l'effet sur un effectif plus important). Cette démarche a été effectuée pour l'impact du genre du capturé ainsi que pour l'impact du site d'étude, qui ont été estimés à l'aide d'un test de Wilcoxon-Mann-Whitney. L'influence du taux de vocalisation des oiseaux voisins a été testée à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, puisqu'il s'agit d'une variable à trois modalités, puis d'un test de Wilcoxon pour comparaisons multiples dont les p-values ont été corrigées pour 3 comparaisons avec une correction 'False Discovery Rate' (FDR).

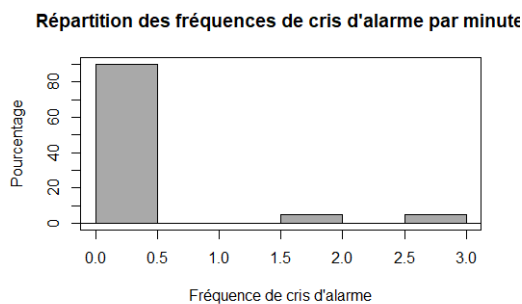
La répartition des taux de vocalisation émises par les voisins sur chaque site a ensuite été étudiée indépendamment du traitement (test du Khi-deux d'indépendance) afin d'estimer si les variations observées dans les taux de vocalisations des voisins pouvait être expliquées par une différence entre site (notamment car les activités humaines plus importantes à la ferme de Pencoose pourraient provoquer des fréquences de vocalisations plus élevées).

III. Résultats

Un tableau synthétisant les moyennes des variables analysées pour chaque traitement est présenté en Annexe (Annexe 3).

A. Variable 'Fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé'

L'étude comprend au total 27 essais, réalisés sur 27 couples entre 2014 et 2017. 7 essais, durant lesquels un des deux membres du couple n'est jamais revenu, ont été exclus du jeu de données. Les analyses ont donc porté sur 20 essais au total (9 pour la condition « neighbour » et 11 pour la condition « own »).



D'après la distribution des fréquences de cris d'alarme (Figure 4) émis par le capturé, cette variable ne suit pas une loi normale. Pour cette étude nous utiliserons donc des tests non paramétriques (tests de rang).

Figure 4: Histogramme des fréquences d'émission de cris d'alarme par minute

B. Etude de la fréquence de cris d'alarme du capturé par traitement

Le 'type de playback' est une variable qualitative nominale à 2 modalités se référant au traitement appliqué avec 9 essais pour le traitement « neighbour » et 11 essais pour le traitement « own ».

1. Fréquence des cris d'alarme par traitement

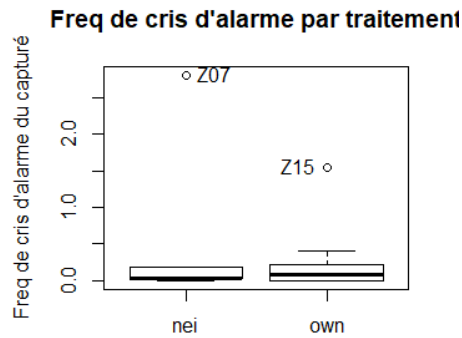


Figure 5: Boîtes de dispersion de la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé par minute en fonction du traitement

La fréquence d'émission de cris d'alarme du sujet capturé ne diffère pas selon la condition expérimentale (Figure 5, Wilcoxon-Mann-Whitney, $W = 5$, $p\text{-value} = 1$).

Ce graphique met cependant en évidence la présence d'un point extrême dans chaque traitement expérimental (Z07 et Z15 respectivement) présentant des fréquences de vocalisations nettement supérieures à celle observées chez les autres sujets.

2. Influence des point extrêmes

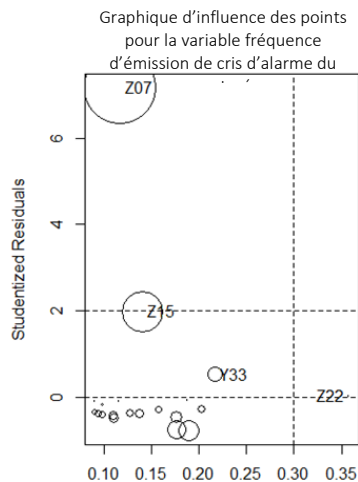


Figure 6: Graphique représentatif de l'influence des points du jeu de donnée pour la variable 'fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé'

Les nichoirs Z07 et Z15 semblent avoir une forte influence sur le jeu de donnée (Figure 6). Les distances de Cook sont donc évaluées pour cette variable et pour l'ensemble des nichoirs. Elles confirment en effet un fort impact des points Z07 et Z15 mais ne dépassent pas 1 ($D\text{-Cook (Z07)}=0,57$; $D\text{-Cook (Z15)}= 0,18$). De plus, il n'y a pas de raison expérimentale pour exclure ces points qui restent donc acceptés dans le jeu de données. L'analyse a toutefois été effectuée une seconde fois sans ces points, à titre exploratoire, mais cette deuxième analyse n'a pas été intégrée au rapport car elle présentait des conclusions identiques à l'analyse réalisée ici.

C. Fréquence de cris d'alarme du capturé et temps de retour

Le temps de retour à la zone après la libération est une variable quantitative continue. Les sujet mettent en moyenne 122,25 minutes pour revenir à la zone, avec un écart-type de 86.9 minutes (minimum : 12 minutes et maximum : 300 minutes). L'écart-type étant inférieur à la moyenne, cette variable est considérée comme plutôt homogène.

1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par traitement en fonction du temps

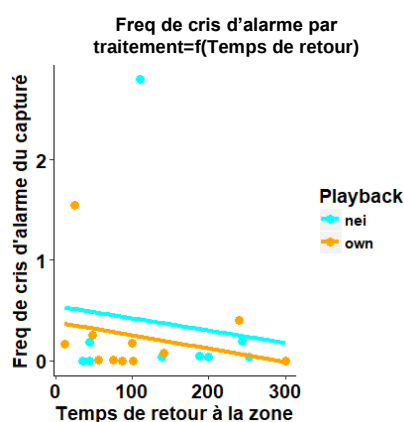


Figure 7: Graphique de la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé par minute et par traitement en fonction du temps qu'il a mis pour retourner dans la zone (en minutes)

Le temps écoulé entre la libération du sujet et son retour à la zone n'influence pas la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé, dans le traitement « neighbour » (Figure 7, Coefficient de corrélation de Spearman $\rho = -0,37$, $S = 300,74$, $p\text{-value} = 0,2669$), et dans le traitement « own » (Figure 7, Coefficient de corrélation de Spearman $\rho = 0,33$, $S = 80,17$, $p\text{-value} = 0,3828$).

2. Fréquence d'émission de cris d'alarme et temps de retour indépendamment du traitement

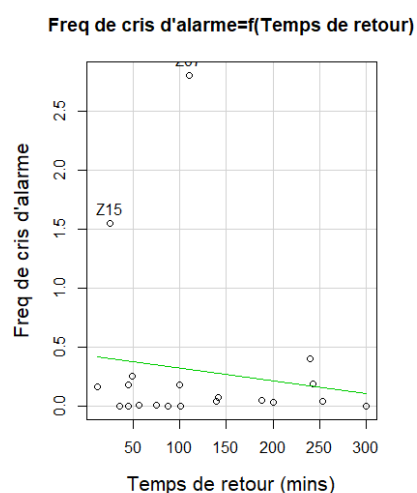


Figure 8: Graphique de la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé par minute en fonction du temps qu'il a mis pour retourner dans la zone (en minutes)

Le temps de retour du capturé à la zone n'a pas d'influence sur la fréquence d'émission de cris d'alarme même indépendamment du traitement expérimental (Figure 8, Coefficient de corrélation de Spearman, $\rho = -0,0045$, $S = 1336$, $p\text{-value} = 0,9848$).

D. Influence du genre du capturé sur la fréquence d'émission de cris d'alarme

Le genre est une variable qualitative nominale à deux modalités. Le jeu de donnée contient 9 males et 11 femelles (2 males et 7 femelles pour le traitement « neighbour », 7 males et 4 femelles pour le traitement « own »).

1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par genre et par traitement

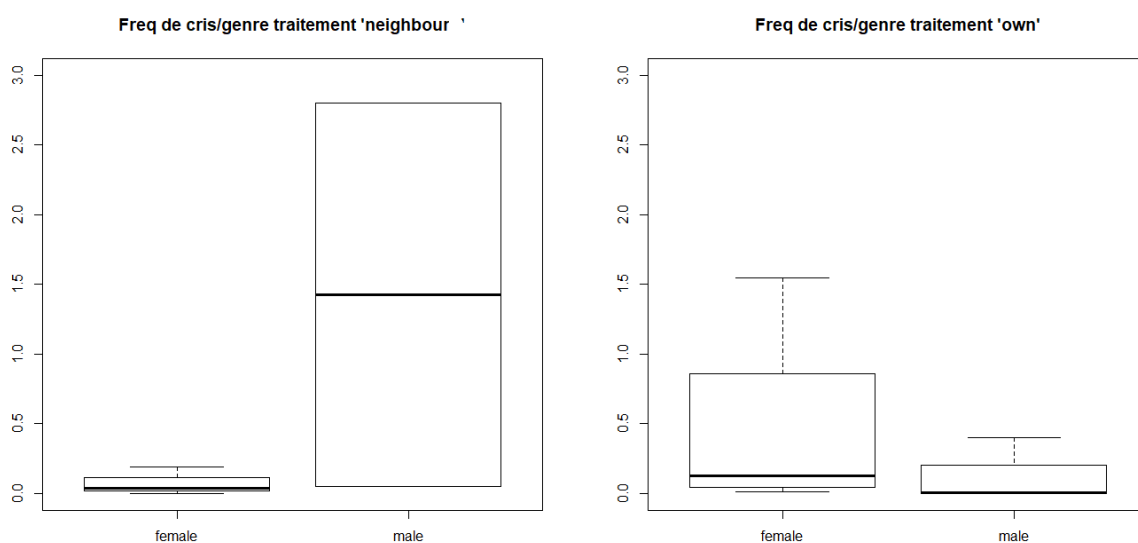


Figure 9: Boîtes de dispersion des fréquences d'émission de cris d'alarme par genre du capturé et par traitement ("neighbour" à gauche et "own" à droite)

Il n'y a pas de différence significative entre les fréquences d'émission de cris d'alarme par genre que ce soit pour le traitement « neighbour » (Figure 9, Wilcoxon-Mann-Whitney, $W = 2$, $p\text{-value} = 0,1858$) ou pour le traitement « own » (Figure 9, Wilcoxon-Mann-Whitney, $W = 20$, $p\text{-value} = 0,2942$).

2. Fréquence d'émission de cris d'alarme par genre indépendamment du traitement

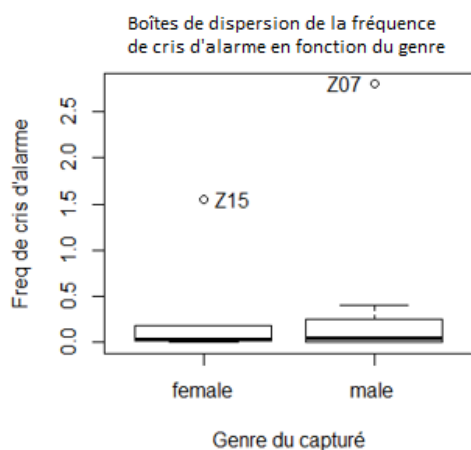


Figure 10: Boîte de dispersion de la fréquence d'émission cris d'alarme du capturé par minute en fonction du genre

La fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé ne diffère pas selon le genre de l'oiseau même indépendamment traitement (Figure 10, Wilcoxon, Mann et Whitney, $W = 50$, $p\text{-value} = 1$).

E. Fréquence d'émission de cris d'alarme en fonction du site

La variable site se réfère à la localisation des niochirs, c'est donc une variable qualitative nominale, avec 14 essais à Pencoose et 6 à Stithians. (Respectivement 6 à Pencoose, 3 à Stithians, et 8 à Pencoose et 3 à Stithians pour les traitements « neighbour » et « own »).

1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par site et par traitement

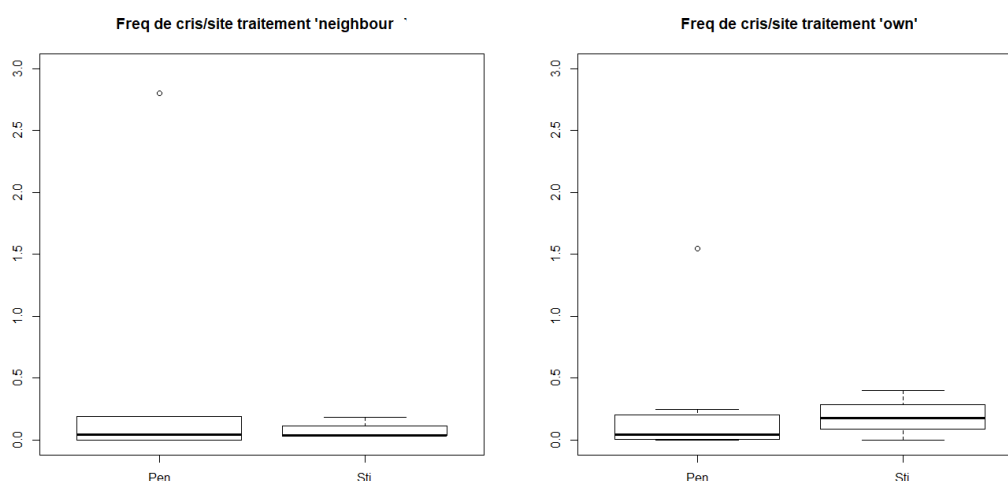


Figure 11: Boîtes de dispersion de la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé par site et par traitement ("neighbour" à gauche et "own" à droite)

Il n'y a pas de différences significatives entre les fréquences d'émission de cris d'alarme par site pour le traitement « neighbour » (Figure 11, Wilcoxon-Mann-Whitney, $W = 8$, $p\text{-value} = 0,8969$) ainsi que pour le traitement « own » (Figure 11, Wilcoxon-Mann-Whitney, $W = 10$, $p\text{-value} = 0,7573$).

2. Fréquence d'émission de cris d'alarme par site indépendamment du traitement

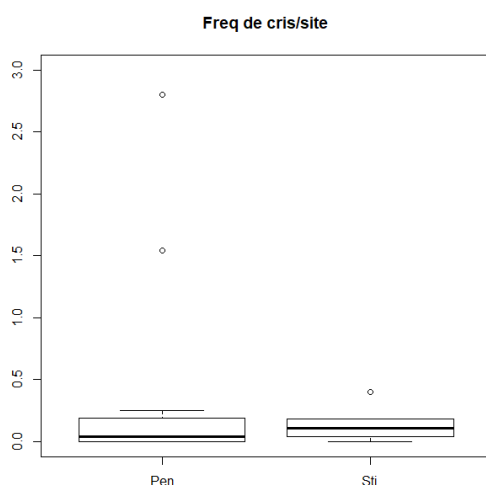


Figure 12: Boîte de dispersion de la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé en fonction du site

La fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé ne diffère pas selon le site de l'expérience, même indépendamment traitement (Figure 12, Wilcoxon-Mann-Whitney, $W = 36$, $p\text{-value} = 0,6476$).

F. Influence du taux de vocalisation des oiseaux voisins sur la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé

Le taux de vocalisation des voisins correspond à la fréquence de vocalisation par minutes après le retour du capturé, ramené à une variable qualitative à 3 modalités (low : <0,5, medium : <1, high : >1). Cette variable a un effectif de 9 'low', 6 'medium' et 5 'high'. Dans ces effectifs, il y a 3 'low', 4 'medium' et 2 'high' pour le traitement « neighbour » ; et de 6 'low', 2 'medium' et 3 'high' pour le traitement « own ».

1. Fréquence d'émission de cris d'alarme par taux de vocalisation des oiseaux voisins et par traitement

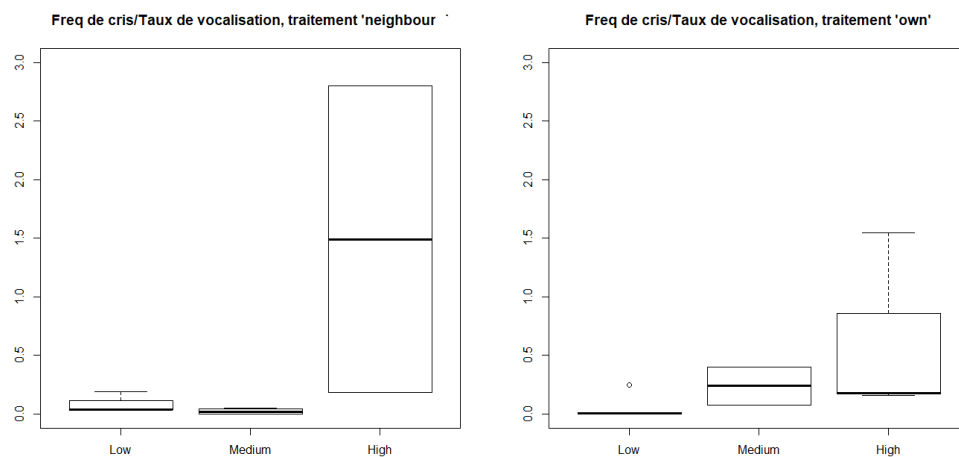


Figure 13: Boîtes de dispersion des fréquences d'émission de cris d'alarme du capturé en fonction du taux de vocalisation des oiseaux voisins et par traitement ("neighbour" à gauche et "own" à droite)

La fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé, analysée pour chaque traitement séparément, ne diffère pas significativement selon les taux de vocalisation des oiseaux voisins que ce soit pour le traitement « neighbour » (Figure 13, $\chi^2 = 4.112$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0,128$) ou le traitement « own » (Figure 13, $\chi^2 = 4.938$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0,8466$).

2. Fréquence d'émission de cris d'alarme par taux de vocalisations des oiseaux voisins indépendamment du traitement

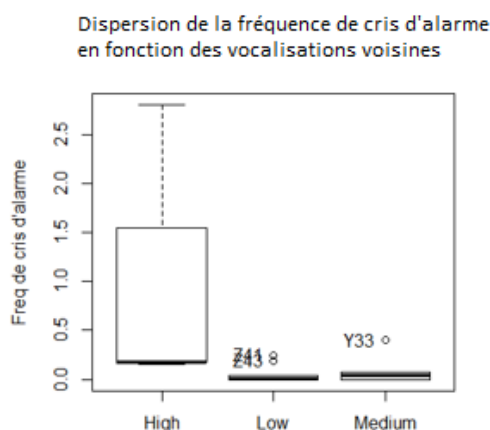
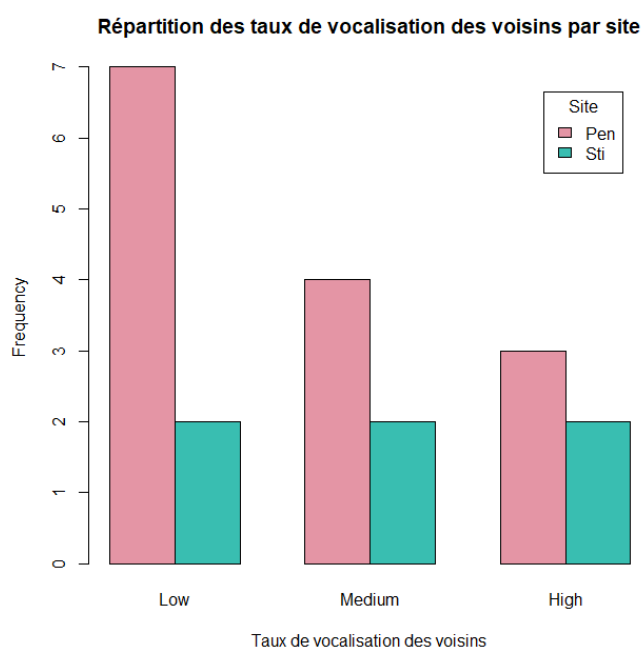


Figure 14: Boîte de dispersion de la fréquence d'émission cris d'alarme du capturé par minute en fonction du taux de vocalisation des oiseaux voisins

La fréquence d'émission des cris d'alarme diffère de manière significative selon les taux de vocalisation des oiseaux voisins (Figure 14, Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 6.4391$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0,03997$).

Plus précisément, la fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé est significativement supérieure en condition « high » de taux de vocalisation des oiseaux voisins (Figure 14, Test de Wilcoxon-Mann-Whitney pour comparaisons appariées, High vs Low et High vs Medium : $p\text{-value} = 0,053$). En revanche, il n'y a pas de différence de fréquence d'émission de cris d'alarme entre les conditions « medium » et « low » (Figure 14, Wilcoxon apparié, Medium vs Low : $p\text{-value} = 0,589$).

3. Effet site sur le taux de vocalisation des voisins indépendamment du traitement



Les taux de vocalisations des oiseaux voisins ne se répartissent pas de manière significativement différente selon les sites de l'étude (Figure 15, Khi-deux d'indépendance, $\chi^2 = 0,5291$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0,7676$).

Figure 15: Diagramme en barre de la répartition des taux des vocalisations des oiseaux voisins par site

IV. Discussion

Contrairement à nos prédictions, les résultats obtenus ne montrent aucune différence significative dans la fréquence d'émission de cris d'alarme (c'est-à-dire, de comportement de prévention) entre les sujets soumis au traitement « own » et ceux soumis au traitement « neighbour ». Ces résultats ne valident donc pas l'hypothèse de départ concernant la capacité du capturé à attribuer un état de connaissance différent à son partenaire et à y adapter son comportement de prévention, et suggèrent que les Corneilles de clocher ne possèdent pas les capacités nécessaires au développement d'une Théorie de l'Esprit. Ces résultats sont en contradiction avec les conclusions de plusieurs études ayant mis en évidence des capacités cognitives complexes chez des corvidés (Taylor, 2014), voire, dans certains cas, une théorie de l'esprit rudimentaire (geai du Mexique *Aphelocoma wollweberi*, grand corbeau *Corvus corax*, corbeau calédonien *Corvus moneduloides*). Toutefois, il est possible que différents facteurs aient influé sur les résultats de l'expérience conduite ici et plusieurs critiques méritent d'être émises avant de conclure sur la validité de ces résultats.

La présence de prospecteurs et le nombre de juvéniles dans le nid ne sont pas considérées comme pouvant avoir une influence car des prospecteurs étaient présents dans la quasi-totalité des essais et tous les nids comportaient des poussins. Ces données permettent seulement de justifier la motivation de l'oiseau à retourner au nid, puisqu'elles représentent à la fois la nécessité de défendre son territoire et celle de nourrir les poussins. En revanche, plusieurs autres facteurs susceptibles d'influencer fortement les taux de vocalisations du capturé ont été analysés. Ces analyses ont démontré que le temps de retour et le genre de l'oiseau capturé ou encore la localisation (Pencoose ou Stihians) n'ont pas d'influence significative sur la fréquence de cris d'alarmes émis. À l'inverse, le taux de vocalisation des oiseaux voisins semble influencer la fréquence de vocalisations du sujet, qui tendait à être plus élevée lorsque le taux de vocalisation des voisins était fort plutôt que moyen ou faible. Cela suggère que le sujet capturé réagissait aux vocalisations voisines, augmentant ainsi sa fréquence de vocalisation indépendamment du traitement expérimental. Ce résultat corrobore les conclusions d'une étude récente suggérant que les cris d'alarmes des corneilles de clochers peuvent faciliter la défense de groupe contre les prédateurs en stimulant l'approche et l'émission de cris d'alarme par les membres de la colonie (Woods et al., 2018). Il est donc vraisemblable que les vocalisations des oiseaux voisins soient au moins en partie responsables de l'absence de différence significative entre les deux traitements. Malheureusement le taux de vocalisation des voisins est une variable de l'environnement qu'il est impossible de contrôler en milieu sauvage et dont le traitement statistique à l'aide de tests non paramétriques est très limité ici, notamment du fait de la nature ordinale de la variable.

De plus, certains aspects du design et du protocole expérimental ont pu influencer les résultats obtenus. Tout d'abord, la durée de l'expérience est très variable (Annexe 3) car elle dépend du temps que le capturé met à revenir à un comportement normal. Les observations ont été réalisées pour la durée totale de chaque essai et rapportées au temps d'observation pour contrôler ce biais. Toutefois, lorsque la durée d'observation augmente, le nombre d'interactions prises en compte est plus important alors que toutes ne sont peut-être pas pertinentes pour décrire le comportement de prévention spécifique que l'on souhaite étudier ici. Il est ainsi possible que les observations réalisées sur les expériences les plus longues perdent en comparabilité avec les autres essais. Pour pallier cela, il serait utile de considérer uniquement les interactions dans un laps de temps fixe après le retour du capturé dans la zone. De cette manière, les données pourraient être plus homogènes. D'autre part, aucune mesure standardisant la durée de capture (avant la libération du sujet et le début de l'expérience) n'a été mise en place. Bien que la variation soit moins marquée que pour la durée de l'expérience (Annexe 3), on ne peut exclure

que le temps durant lequel l'oiseau a été maintenu en captivité affecte son état émotionnel et ses comportements (Thornton et al., 2012). En outre, durant la capture, seuls les individus n'ayant pas déjà été identifiés subissaient la pose d'une bague. Les données collectées ne nous permettent pas d'identifier quels oiseaux ont subi cette procédure et il nous est impossible de tester l'impact de ce facteur mais on ne peut exclure, ici encore, un potentiel effet confondant sur les résultats obtenus. A l'avenir, une solution pour limiter ces biais serait donc de standardiser le temps de capture et la procédure imposée à chaque sujet.

Ensuite, certains aspects liés à l'extraction et à l'analyse des données ont probablement limité la solidité des conclusions pouvant être tirées suite à cette étude. Tout d'abord, le champ restreint de la caméra et l'impossibilité d'utiliser un logiciel de codage pour noter le temps d'occurrence de chaque comportement (du fait des multiples enregistrements réalisés dans un souci d'économie de batterie) limitent la fiabilité des mesures réalisées et les analyses possibles. En effet, l'identification de l'émetteur de vocalisations est approximative lorsque les individus se trouvent hors-champs. Dans le présent rapport, la fiabilité limitée de cette variable nous a contraints à utiliser une variable ordinale (i.e. spécifiant trois niveaux de vocalisations : bas, moyen ou élevé). A l'avenir, l'utilisation d'un champ plus large lors des enregistrements faciliterait l'identification systématique de l'émetteur d'un cri. En plus d'améliorer la fiabilité des données récoltées, cette modification permettrait l'utilisation d'une variable continue reflétant les variations fines de fréquence de vocalisations par les voisins afin d'en évaluer plus précisément l'effet. De plus, le manque d'information quant au décours temporel de la réaction des sujets –notamment pour les expériences les plus longues– nous empêche de conduire une analyse cinétique des comportements ou de reprendre les données sur un temps similaire pour chaque essai. A défaut de répliquer l'expérience avec un champ de caméra plus large, il serait donc intéressant de reprendre les analyses à l'aide d'un logiciel permettant une analyse audiovisuelle de sonagrammes représentant les cris (pour améliorer l'identification) et le codage 'minuté' des comportements pris en compte.

Finalement, les contraintes logistiques liées au mode de vie des corneilles des clochers ont fortement limité la taille de l'échantillon, qui comprend une vingtaine d'essais seulement après exclusion des essais ne remplissant pas les critères d'inclusion (voir Matériel et Méthodes, section II.D.1). Enfin, la distribution des données (ne suivant pas une loi normale) nous a contraints à utiliser des tests non paramétriques de rangs, moins puissants mais plus conservatifs dans cette situation (Nancy & Anthony, 2002). Il est donc possible que les analyses effectuées manquent de pouvoir statistique pour détecter un effet de la condition expérimentale, en particulier si cet effet est masqué par plusieurs facteurs confondants ayant des influences diverses. Dans ce cas, nos résultats représenteraient une erreur de type II (i.e. accepter H_0 alors qu'elle est fausse).

Indépendamment des conditions de l'expérience, il est également possible que nous n'ayons pas détecté de comportement de prévention significatif, comportement pourtant déjà observé de manière anecdotique dans la population étudiée ici, car il s'agit d'un comportement exceptionnel témoignant de capacités absentes chez la grande majorité des individus de la colonie. En effet, si les variations de capacités cognitives et de comportement entre individus sont admises et étudiées chez l'Homme, elles sont souvent ignorées ou considérées comme négligeables chez les animaux (Dall, Houston, & McNamara, 2004). Toutefois, des variations interindividuelles significatives et stables ont été confirmées chez de nombreuses espèces allant des primates aux céphalopodes, en passant par les insectes (Gosling et al., 2001; Sih, Bell, & Johnson, 2004). Il est donc possible que la variabilité des réactions observées dans notre étude reflète des différences interindividuelles stables et naturellement présentes dans la population. Selon Wilson (1998), les adaptations individuelles au sein d'une population sont applicables à

tous les traits, y compris les traits comportementaux car ceux-ci peuvent être transmis génétiquement et influencer la capacité des individus à survivre et se reproduire (ou 'fitness').

De plus, Dall et al. (2004) proposent que la présence de personnalités différentes au sein d'une population puisse être adaptative. En particulier, les auteurs suggèrent deux situations dans lesquelles la présence de personnalités diverses dans la population constituerait un avantage adaptatif. Tout d'abord, cette diversité pourrait favoriser la survie de l'espèce lors de changements environnementaux brusques, grâce à la diversité de stratégies utilisées par des individus avec des personnalités différentes. Comme pour la plupart des espèces d'Europe, l'habitat des Corneilles des clochers a été fortement modifié par le développement des activités humaines. Des stratégies comportementales stables et différentes entre individus pourraient donc constituer un avantage pour les populations de Corneille des clochers au Royaume-Uni, en particulier dans les zones où les nuisances liées à l'homme sont nombreuses.

Ensuite, les auteurs suggèrent que la persistance de personnalités différentes dans la population favorise la coopération entre individus en permettant la mise en place de stratégies stables (car chaque individu est prévisible du fait de sa personnalité). Les Corneilles des clochers coopèrent au sein d'un couple, pour élever leurs petits, mais aussi au sein de la colonie où les individus allient leurs forces pour harceler un prédateur approchant les nids (Woods et al., 2018). Dans ce contexte, il n'est donc pas aberrant de penser que la présence de différentes personnalités peut être adaptative pour les Corneilles des clochers. Cette hypothèse est d'ailleurs corroborée par la présence d'individus extrêmes dans nos résultats. De plus amples recherches caractérisant certains traits de comportements (et leur stabilité) chez les Corneilles des clochers seraient donc utiles afin de déterminer la variabilité de la population en termes de comportements. Ces études pourraient de plus tenter de déterminer s'il existe une relation entre personnalité et capacités cognitives chez cette espèce, en particulier pour les capacités relevant de la Théorie de l'Esprit, dont les origines sont peut-être liées au besoin d'adapter son comportement à celui des autres individus du groupe (Gowlett et al., 2012).

V. Conclusion

Les résultats de notre étude ne nous permettent pas de conclure avec certitude quant à la présence ou à l'absence d'une théorie de l'esprit chez la Corneille des clochers. L'analyse des taux de vocalisations émises par le sujet n'a révélé aucune différence significative entre les conditions expérimentales, suggérant que les sujets n'ont pas modifié leur comportement en fonction des connaissances que possédait leur partenaire. Toutefois, plusieurs biais liés aux conditions d'expérimentation en milieu sauvage et au design expérimental sont susceptibles d'avoir influencé les données récoltées et on ne peut exclure la possibilité que nos résultats reflètent une erreur de type II. Une hypothèse alternative réside dans la présence possible, au sein de la population, d'individus avec des personnalités différentes qui seraient associées à des stratégies comportementales distinctes.

Une telle diversité pourrait avoir été sélectionnée du fait de l'avantage adaptatif qu'elle peut représenter pour une population faisant face à un environnement changeant ou à des besoins de coopération forts. Cette hypothèse alternative est supportée par les points extrêmes enregistrés durant l'expérience ainsi que par les observations anecdotiques de comportements de prévention émis par un individu vis-à-vis de son partenaire naïf. Toutefois des recherches plus approfondies, testant notamment la personnalité et les capacités cognitives de Corneilles des clochers avant d'estimer un possible lien entre les deux, seront nécessaires pour conclure de manière définitive.

Bibliographie

- Bíla, K., Beránková, J., Veselý, P., Bugnyar, T., & Schwab, C. (2017). Responses of urban crows to con- and hetero-specific alarm calls in predator and non-predator zoo enclosures. *Animal Cognition*. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1047-5>
- Bugnyar, T. (2011). Knower-guesser differentiation in ravens: others' viewpoints matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705), 634–640. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1514>
- Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). The social life of corvids. *Current Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.070>
- Coricelli, G. (2005). Two-levels of mental states attribution: From automaticity to voluntariness. In *Neuropsychologia*. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.11.015>
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8), 734–739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>
- Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2017). Do rhesus macaques, *Macaca mulatta*, understand what others know when gaze following? *Animal Behaviour*, 134, 193–199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.10.016>
- Duval, C., Piolino, P., Bejanin, A., Laisney, M., Eustache, F., & Desgranges, B. (2011). La théorie de l'esprit : aspects conceptuels, évaluation et effets de l'âge. *Revue de Neuropsychologie*, 3(1), 41. <https://doi.org/10.3917/rne.031.0041>
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306(5703), 1903–1907. <https://doi.org/10.1126/science.1098410>
- Flavell, J. H. (Stanford U. (1979). Metacognition and Cognitive Monitoring A New Area of Cognitive — Developmental Inquiry. *American Psychologist*, 34(10), 906–911. <https://doi.org/10.1037/0003-066x.34.10.906>
- Goldman, A. (2012). Theory of Mind. In *Oxford Handbook of Philosophy and Cognitive Science*. <https://doi.org/10.1017/9780199730000.003>
- Gombert, J. . (1990). Le développement métalinguistique. *Paris. P.U.F.*
- Gosling, S. D., Anderson, C. P., Barlow, G. W., Beck, J. M., Beer, J. S., Benet-Martinez, V., ... Gosling, D. (2001). From Mice to Men: What Can We Learn About Personality From Animal Research? Saucier for their help in classifying the animal-personality descriptors into the Five-Factor Model dimensions and to. *Psychological Bulletin*, 127(1), 45–86. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- Gowlett, J., Gamble, C., & Dunbar, R. (2012). Human Evolution and the Archaeology of the Social Brain. *Current Anthropology*, 53(6), 693–722. <https://doi.org/10.1086/667994>
- Greggor, A. L., Clayton, N. S., Fulford, A. J. C., & Thornton, A. (2016). Street smart: Faster approach towards litter in urban areas by highly neophobic corvids and less fearful birds. *Animal Behaviour*, 117, 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.03.029>
- Group, A. O. (2008). Avon bird report.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. *Growing Points in Ethology*, 37(5), 303–317. <https://doi.org/10.2307/375925>
- Jolly, A. (1966). Lemur Social Behavior and Primate Intelligence. *Science*, 153(3735), 501–506. <https://doi.org/10.1126/science.153.3735.501>
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in

- primates. *Animal Behaviour*, 74(6), 1617–1629. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.025>
- Lockie, J. D. (1955). the Breeding and Feeding of Jackdaws and Rooks With Notes on Carrion Crows and Other Corvidae. *Ibis*, 97(2), 341–369. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1955.tb01919.x>
- Maginnity, M. E. (2007). Perspective taking and knowledge attribution in the domestic dog (*Canis familiaris*): A canine Theory of Mind ? *Response*.
- Nancy, L., & Anthony, J. (2002). Classification; Computer Software; Educational Research; *Effect Size; *Nonparametric Statistics; *Statistical.
- Schwab, C., Bugnyar, T., & Kotrschal, K. (2008). Preferential learning from non-affiliated individuals in jackdaws (*Corvus monedula*). *Behavioural Processes*, 79(3), 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.07.002>
- Seed, A., Emery, N., & Clayton, N. (2009). Intelligence in corvids and apes: A case of convergent evolution? *Ethology*, 115(5), 401–420. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01644.x>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Society, B. E. (2018). Hatching Asynchrony Reduces Parental Investment in the Jackdaw Author (s): David Wingfield Gibbons Source : Journal of Animal Ecology , Vol . 56 , No . 2 (Jun . , 1987), pp . 403–414 Published by : British Ecological Society Stable URL : [http://www.jst.56\(2\),403-414](http://www.jst.56(2),403-414).
- Taylor, A. H. (2014). Corvid cognition. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 5(3), 361–372. <https://doi.org/10.1002/wcs.1286>
- Thornton, A., Clayton, N. S., & Grodzinski, U. (2012). Animal minds: from computation to evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2670–2676. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0270>
- Veenman, M. V. J., Wilhelm, P., & Beishuizen, J. J. (2004). The relation between intellectual and metacognitive skills from a developmental perspective. *Learning and Instruction*, 14(1), 89–109. <https://doi.org/10.1016/j.learninstruc.2003.10.004>
- Wilson, D. S. (1998). Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1366), 199–205. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0202>
- Wimmer, H., & Perner, J. (1983). Beliefs about beliefs: Representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*, 13(1), 103–128. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(83\)90004-5](https://doi.org/10.1016/0010-0277(83)90004-5)
- Woods, R. D., Kings, M., McIvor, G. E., & Thornton, A. (2018). Caller characteristics influence recruitment to collective anti-predator events in jackdaws. *Scientific Reports*, 8(1), 7343. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25793-y>
- Yerkes, R. M., The, S., Methods, S., & Mar, N. (2018). Animal Psychology and Criteria of the Psychic Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2011334> The journal of philosophy, 2(6), 141–149.

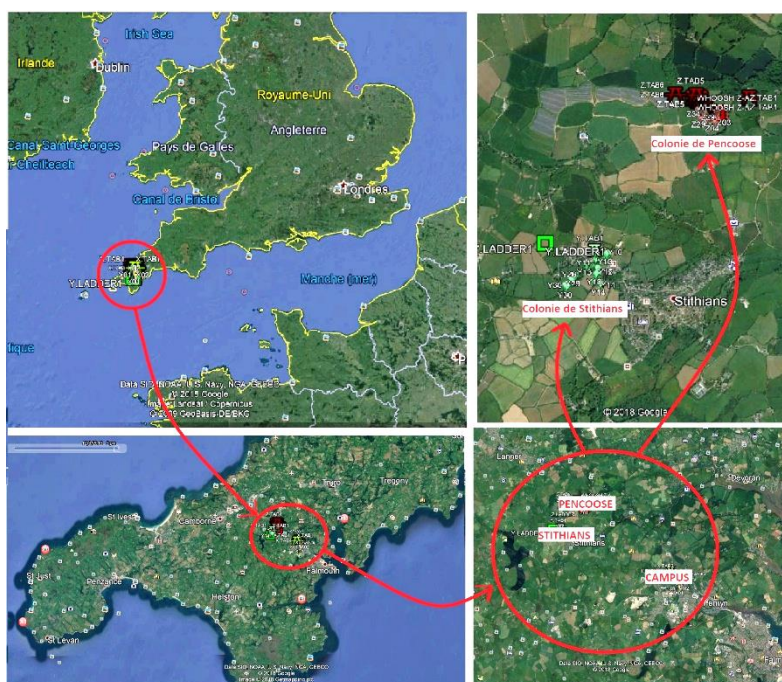
Annexes

		Chimpanzees	Corvid examples
Physical			
When & where?	Spatiotemporally dispersed food	Fruits and leaves ¹	Arable crops, insects ²
*	Caching	Not reported	Yes
What?	Dietary diversity	High (328 foods, 198 plant species) ³	For example, rooks – high (>170 species) ²
	Extractive foraging	Habitual: fruits, nuts, nest-building insects ⁴ Opportunistic: e.g. bone marrow, honey ⁵	Habitual: ground living insects, seeds ^{2,6} Opportunistic: e.g. shellfish, nuts, fruit, rubbish ²
	Innovation	High levels ⁷	High levels ⁸
How?	Complex foraging	Bimanual, hierarchically organized manipulation ⁹	Not well studied, can involve coordination of beak and foot ²
*	Tool-use and manufacture	Extensive: e.g. ant-dipping, termite fishing, sponge making ¹⁰	Routine manufacture of hook tools by New Caledonian crows ¹¹
Social			
Competition	Group-size	Fairly large (19–106 individuals) ¹²	Rooks and jackdaws: large (50 to 1000 individuals) ²
	Alliance formation	Yes, with several individuals, 'tactical' ¹³	Rooks, ravens and jackdaws: yes, usually with 1 or 2 individuals ¹⁴
Cooperation	Post-conflict behaviour	Reconciliation, third-party affiliation, third-party punishment ¹⁵	Rooks: third-party affiliation ¹⁶
Social learning	Social facilitation of feeding	Yes, e.g. novel foods ¹⁷	Yes, e.g. crows, rooks, ravens ^{18,19,20}
	Social learning of foraging techniques	Yes, e.g. nut-cracking ¹⁷	Yes, e.g. Florida scrub-jays
Evolutionary legacy			
*	Reproductive biology	Viviparous, long gestation	Oviparous, altricial young
*	Mating system	Promiscuity	Varied, mostly long-term monogamy; cooperative breeding ²¹
*	Body size and locomotion	Large (50–80 kg), arboreal clambering	Relatively small (<1 kg), flight
*	Morphology	Hands	Wings, beaks

Asterisks denote clear differences between them.

¹Clutton-Brock & Harvey 1980; ²Cramp & Perrins 1994; ³Nishida & Uehara 1983; ⁴Parker & Gibson 1977; ⁵Brewer & McGrew, 1990; ⁶Lockie 1955; ⁷Reader & Laland 2002; ⁸Lefebvre et al. 1997; ⁹Byrne 2004; ¹⁰McGrew 1992; ¹¹Hunt 1996; ¹²Yamagiwa 2004; ¹³Harcourt 1992; ¹⁴Emery et al. 2007; ¹⁵de Waal 1982; ¹⁶Seed et al. 2007; ¹⁷Rapaport & Brown 2008; ¹⁸Sonerud et al. 2001; ¹⁹Waite 1981; ²⁰Marzluff et al. 1996; ²¹Clayton & Emery 2007.

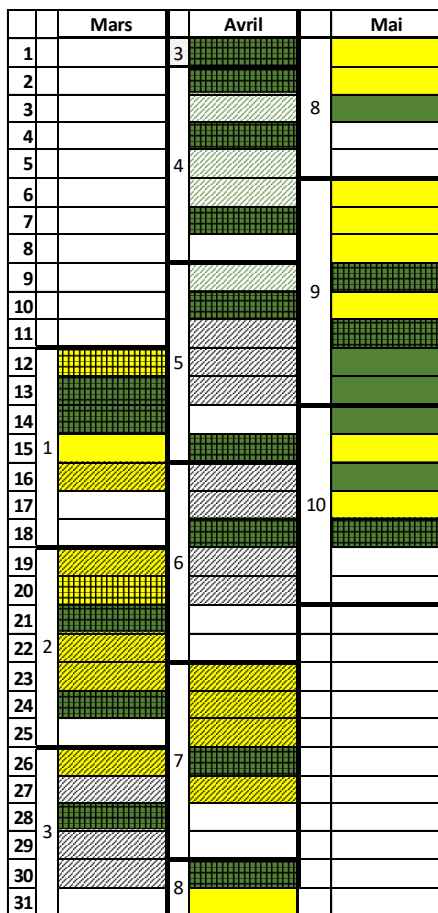
Annexe 1: Tableau comparatif des corvidés et des chimpanzés (figure extraite de Seed et al., 2009)



Annexe 2: Localisation des sites d'étude (Source : Google Earth)

	Fréquence d'émission de cris d'alarme du capturé par minute			Temps entre la libération et le retour dans la zone du capturé en minute			Genre de l'oiseau capturé		Localisation du nichoir (Site)		Taux de vocalisation des oiseaux voisins			Essais
	min/max	Moyenne	Erreur Standard	min/max	Moyenne	Erreur Standard	Effectif Male	Effectif Femelle	Effectif Stithians	Effectif Pencoose	Effectif High	Effectif Medium	Effectif Low	
Variable entière	0/2,8	0,3	0,15	12/300	122,25	19,43	11	9	6	14	5	6	9	20
Own	0/1,54	0,24	0,13	12/300	107,82	26,85	7	4	3	6	3	2	6	11
Neighbour	0/2,8	0,37	0,3	36/253	139,89	28,64	2	7	3	8	2	4	3	9

Annexe 3: Tableau récapitulatif des variables et de leurs caractéristiques générales



	Préparation du matériel terrain/ Protocole					
	Bibliographie/ Travail personnel					
	Vidéo-coding/Analyse de données					
	Travail sur le terrain					
	(RFID set ups, suivi de ponte et de croissance des poussins..)					

Annexe 4: Organisation du travail durant le stage

Expérimentation sur la ToM							
Intervenant	Protocole	Collecte de données	Choix des variables à coder	Vidéo-coding	Analyses Statistique	Rédaction	Bibliographie
Principal	GM	VL	MQ	MQ	MQ	MQ	MQ
Secondaire	VL	GM	VL	MQ	GM+VL	MQ	VL

Mise en place RFID							
Intervenant	Protocole	Mise en place	Collecte de données	Rotation sur les sites	Analyses	Rédaction	Bibliographie
Principal	GM	MQ	MQ	MQ	NA	NA	NA
Secondaire	MQ	GM	GM	GM	NA	NA	NA

GM : Guillam Mclvor, maître de stage

VL : victoria Lee, Doctorante co-responsable

MQ: Maude Quicray, stagiaire

Annexe 5: Tableau de répartition des tâches

Résumé

Ce rapport écrit dans le cadre du Cornish Jackdaw Project (Centre de l'écologie et de la conservation, Université d'Exeter) teste la présence de capacités cognitives relatives à la Théorie de l'Esprit chez une espèce commune : la Corneille des clochers (*Corvus monedula*). Pour cela l'expérience repose sur la comparaison des comportements de prévention d'un individu, capturé par l'expérimentateur puis relâché, vis-à-vis de son partenaire dans deux conditions. Dans une condition l'individu capturé et son partenaire étaient présents lors de la capture du sujet et ont le même niveau de connaissances, dans l'autre condition en revanche, le partenaire était absent et est naïf vis-à-vis du danger. Dans la première condition, peu de comportements de prévention étaient attendus de la part du sujet. A l'inverse dans la deuxième condition un nombre élevé de comportements de prévention était attendu de la part du sujet si celui-ci possédait la capacité d'attribuer un état de connaissance différent à son partenaire naïf. Les résultats n'ont pas révélé de différence dans le comportement de prévention du sujet capturé, que son partenaire soit naïf ou présent lors de la capture, suggérant que la Corneille des clochers ne possède pas de théorie de l'esprit. Les implications de ce résultat sont discutées au vu de la littérature sur d'autres espèces et de plusieurs biais ayant pu influencer les résultats obtenus.

Mot-clefs : Théorie de l'Esprit – Cognition – *Corvus monedula* – Niveaux de connaissances – Prévention – Cris d'alarme