

SEMINAIRE

Les cartes mentales chez les animaux¹

par

Delphine BOUHY²

RESUME

Deux sens principaux ont été donnés au concept de carte mentale : celui de TOLMAN et celui de GALLISTEL. La conception de TOLMAN semble avoir été abandonnée. Celle de GALLISTEL, bien que controversée, reste tolérée. Différents types de « comportements spatiaux » des animaux (regroupés sous le concept de navigation) sont revus à la lumière (parfois inadéquate) des cartes cognitives. Quelques relations entre l'hippocampe, les processus de navigation et les cartes mentales sont, ensuite, légèrement esquissées. Enfin, deux modèles illustrant deux tendances théoriques actuelles sont brièvement abordés.

Les cartes mentales

les conceptions de TOLMAN et GALLISTEL

Afin de limiter la confusion provoquée par les trop nombreuses interprétations du concept de « cartes mentales » (ou carte cognitive), seules deux définitions générales seront précisées.

Selon la définition de TOLMAN (1948), qui est à l'origine du concept, une carte mentale est une représentation globale de l'environnement pouvant rendre compte des trajectoires et des relations environnementales utilisées par l'animal pour guider son déplacement. O'KEEFE et NADEL (1978) ont par la suite affiné ce concept de carte en l'opposant à celui de route. Les routes fourniraient une ligne de mouvement inflexible dirigée vers un but tandis que les cartes mentales seraient plutôt flexibles et contiendraient un plus grand nombre d'informations sur l'environnement.

Pour GALLISTEL (1996) une carte mentale est l'enregistrement dans le système nerveux central des relations géométriques entre les surfaces de l'environnement utilisées pour planifier des déplacements à travers cet environnement. L'approche « géométrique » de GALLISTEL propose de tester les représentations

¹ Avril 1998.

² Licence en Psychologie, orientation Psychologie développementale et éducationnelle.
Adresse : 92, rue Hullois, B-4000 Liège.

spatiales de l'animal sur base de prédictions dérivées des modèles mathématiques de l'espace. L'inconvénient majeur auquel est confrontée cette approche réside dans le fait que les systèmes géométriques envisagés par GALLISTEL sont loin de rendre compte de toutes les formes de représentations spatiales utilisées par les animaux.

Un comportement d'orientation capital

la navigation (le cas des abeilles, des oiseaux et des mammifères)

I

Les travaux menés sur les abeilles par GOULD (1986) l'ont amené à avancer l'existence de cartes mentales chez celles-ci. Cependant, ces données pouvaient être réinterprétées comme résultant d'une simple tâche de mémoire associative (DRYER, 1991). Cette habileté mnésique étant moins complexe et déjà reconnue chez l'insecte, le recours à une théorie de cartographie cognitive (*sensus* TOLMAN) s'avérait inutile.

Afin d'infirmer l'existence de carte mentale chez les insectes, il reste cependant à vérifier si les mécanismes sous-tendant le « comportement spatial » des insectes ne peuvent être intégrés au sens où l'entend GALLISTEL.

D'un point de vue essentiellement théorique, trois types de systèmes de référence peuvent être distingués afin de mémoriser un « lieu spatial ». L'endroit à atteindre peut être encodé de façon égocentrique, sur base d'un système de référence égocentré ; ou de façon exocentrique, sur base d'un système local de référence ou d'un système global de référence (BENHAMOU, 1997).

La stratégie principale nécessitant un codage égocentrique est « l'interprétation du parcours » (*path integration*) : l'animal en mouvement, qui est au centre du système de référence, encode sa relation par rapport à un site-cible sous la probable forme d'un vecteur dont l'orientation spécifie la direction du site-cible par rapport à l'animal et dont la longueur spécifie la distance séparant l'animal du site à atteindre. L'animal met à jour ce vecteur au fur et à mesure qu'il évolue. Afin d'intégrer les composantes angulaires du vecteur, l'animal doit posséder une sorte de boussole. Les insectes utilisent des boussoles diurnes basées sur la position azimutale du soleil, sur les gradients spectraux du ciel et sur un pattern de lumière polarisée (le pattern du vecteur E). Pour estimer la distance linéaire parcourue, les insectes utilisent le flux rétinien de l'image optique induit par leur mouvement. Cette stratégie possède le désavantage d'accumuler des erreurs d'estimation et il nécessite le soutien d'un système de référence exocentré.

Un système local de référence est basé sur la disposition spatiale des repères situés dans les environs d'un site-cible et permet à l'animal d'avoir une représentation exocentrique de l'endroit.

Selon le « modèle du cliché », les insectes auraient en mémoire des représentations bidimensionnelles des repères visuels environnant les sites-cibles. Chaque image mémorisée devient un « cliché », retinotopiquement stable. Les abeilles sont ensuite capables de retrouver le site en se mouvant progressivement de façon à réduire l'écart entre l'image rétinienne et le cliché mémorisé jusqu'à l'obtention d'un ajustement parfait. Ces clichés pourraient, de plus, être associés à des références basées sur les boussoles permettant à l'insecte de situer ces repères-clichés par rapport au site-cible (WEHNER *et al.*, 1996 ; BEUGNON et LACHAUD, 1992). Cette forme de représentation spatiale centrée sur un site-cible (l'habitat) permettrait à l'insecte de s'orienter directement dans la direction de son habitat à partir de plusieurs points de l'espace connus. Une autre stratégie primordiale d'orientation, appelée « navigation par sites » (*place navigation*), est basée sur l'association successive de clichés de repères avec les coordonnées spatiales qui y correspondent. L'insecte peut donc stocker une série de clichés de repères caractérisant une route et, plus tard, retracer sa route en essayant d'apparier les images rétinienne successivement perçues aux images visuelles successivement récupérées en mémoire.

Contrairement aux systèmes de référence local et égocentré, lesquels impliquent des formes élémentaires de représentation spatiale limitée à des lieux individuels, le système global de référence repose sur une représentation de l'espace englobant la totalité des sites visités par l'animal, des relations entre ces sites et des déplacements effectués par l'animal. Il n'y a donc plus d'indépendance entre les diverses localisations.

Ce dernier système de référence, qui se rapproche le plus du concept de carte mentale de TOLLMAN, O'KEEFE et NADEL ou de celui de GALLISTEL, n'a, semble-t-il, jamais été mis en évidence chez l'insecte.

D'autre part, les données contemporaines tendent à intégrer le mécanisme de cliché à un modèle simple de mémoire associative plutôt qu'à un modèle plus complexe de carte mentale.

Le concept de carte mentale (*sensu* TOLLMAN et *sensu* GALLISTEL) ne semble pas pouvoir s'appliquer au comportement spatial des insectes. Il reste cependant possible qu'il s'applique à d'autres espèces dont le comportement d'orientation est plus élaboré.

II

La stratégie de navigation par sites, basée sur un système de référence exocentré, a également été mis en évidence chez les oiseaux qui accumulent des provisions dans différents endroits pour pouvoir les récupérer plus tard.

Ces oiseaux se basent sur une information visuelle (des clichés de repères) pour localiser les caches où ils ont disposé leurs provisions. Sous certaines conditions, ces oiseaux utilisent une boussole solaire pour guider leur recherche, mais ils sont également capables d'intégrer les informations issues de leur boussole solaire aux « clichés ».

La stratégie d'intégration du parcours a été démontrée de façon convaincante chez les oiseaux. Dans ce cas, cependant, les modifications du vecteur sont estimées à la fois de façon idiothétique (en référence à une boussole interne) et allothétique (en référence à une boussole externe).

Les oiseaux auraient recours à un autre type de stratégie pour effectuer leur déplacement : le « *map and compass* (KRAMER, 1953) » (carte et boussole). Les oiseaux détermineraient, dans un premier temps, la direction de leur habitat pour ensuite conserver la bonne direction en s'aidant de leur boussole solaire ou de leur boussole stellaire. En plus de pouvoir utiliser les caractéristiques célestes, les oiseaux peuvent se référer à une carte olfactive ou à des points de repères familiers. Les oiseaux sont également sensibles au champ magnétique qui varie en force et en direction sur la surface de la terre. Plusieurs espèces d'oiseaux migrateurs se serviraient de cette boussole magnétique grâce à laquelle une information directionnelle peut être déduite à partir de l'inclinaison des lignes de champ.

Le système de référence exocentré de l'oiseau est rendu flexible par la redondance des stratégies navigationnelles.

Il n'y a, à priori, aucune raison pour que les stratégies d'intégration du parcours et de navigation par sites soient plus assimilables au concept de carte cognitive chez l'oiseau que chez l'insecte. Cependant, les paramètres magnétiques, utilisés dans le troisième type de stratégie, pourraient constituer les coordonnées d'une carte de navigation (BENHAMOU, 1997). En effet, les oiseaux peuvent comparer les valeurs locales des gradients servant de coordonnées (intensité totale et inclinaison des lignes de champ magnétique) avec les valeurs connues d'un site-cible pour naviguer. Malheureusement, le manque de connaissance sur l'utilisation des caractéristiques magnétiques par l'oiseau ne permet pas d'affiner cette hypothèse.

III

Les vertébrés sont également capables d'utiliser une stratégie d'intégration du parcours, en estimant les variations du vecteur de façon idiothétique. Chez les vertébrés, les rotations sont mesurées par les canaux semi-circulaires sensibles à l'accélération angulaire. D'autre part, la stimulation otolotique, répondant à l'accélération linéaire informe le sujet sur la distance parcourue. De plus, l'information somatosensorielle et les commandes motrices stockées complètent l'information vestibulaire.

Le processus d'intégration du parcours interagit avec les références visuelles mémorisées par l'animal (clichés). Celui-ci peut également se mouvoir à l'aide de ces clichés en utilisant la stratégie de navigation par sites.

Rappelons que l'hypothèse des cartes cognitives présuppose que le système nerveux contient des éléments comparables aux vecteurs de position et qu'il peut effectuer des opérations basiques avec ces vecteurs, tel que les additionner ou leur faire subir une rotation.

GALLISTEL et CRAMER (1996) suggèrent que le cerveau des vertébrés est capable de construire un point de fixation global sur la forme générale de l'environnement. Les mammifères seraient donc capables d'intégrer tous les sites pertinents de leur environnement dans un même système global de référence et de se repérer à ce système pour se déplacer.

Cependant, les expériences devant mettre en évidence cette habileté n'ont pas encore permis de confirmer l'utilisation d'un système global de référence préférentiellement à un système local.

Malgré les nombreuses interrogations soulevées par les tenants et les opposants de la théorie des cartes cognitives, la tendance actuelle est à la tolérance de l'idée d'une carte mentale (*sensu* GALLISTEL) chez les primates (ou les mammifères) ; opinion sans doute influencée par la découverte de neurones, dans l'hippocampe, dont l'activation est reliée à la situation spatiale de l'animal.

Le rôle de l'hippocampe

Depuis longtemps, l'hippocampe est associé aux compétences spatiales. De récentes études ont mis en évidence l'existence d'une population de cellules dans la formation hippocampique dont l'activité semble spécifiquement liée à la position spatiale de l'animal (cellules de lieu).

FEIGENBAUM et ROLLS (1991) sont parvenus à isoler, chez le singe, des représentations neuronales sensibles aux coordonnées égocentriques, des représentations neuronales sensibles aux coordonnées locales allocentriques et des représentations basées sur des coordonnées allocentriques absolues. Les auteurs parvinrent à l'observation selon laquelle la plupart des cellules de lieu répondent relativement aux coordonnées allocentriques (et dans beaucoup de cas, par rapport à un cadre de référence plutôt local qu'absolu). ROLLS *et al.* (1989) ont, de plus, mis en évidence que l'information spatiale traitée par l'hippocampe du primate peut être combinée avec l'information précisant le type de stimulus vu précédemment.

Ces données ne doivent cependant pas être le prétexte à une assimilation de l'hippocampe à la carte cognitive : certaines cellules dans l'hippocampe du primate répondent à d'autres types de stimulations qui sont non-spatiales.

Ces données sont néanmoins intéressantes puisqu'elles suggèrent que des relations spatiales locales entre un petit nombre de caractéristiques peuvent être représentées dans le cerveau par l'activation de neurones singuliers. Ce mécanisme d'association, pour lequel l'hippocampe semble particulièrement approprié, pourrait également rendre compte de l'importance de l'hippocampe dans la mémoire épisodique ou dans des tâches d'appariement.

La prédominance de la sensibilité aux caractéristiques allocentrées plutôt qu'égocentriques, mise en évidence par FEIGENBAUM et ROLLS, s'expliquerait par le fait que ce sont des coordonnées de ce type qui seraient pertinentes pour un stockage en mémoire à long terme et que l'hippocampe joue un rôle capital dans ce type de mémoire.

Chez le rat, des cellules de lieu dont l'activation dépend également de la situation de l'animal ont été mises en évidence. D'autre part, dans le *postsubiculum*, il existe d'autres types de neurones (*head-direction cells*) dont l'activation dépend de l'orientation de la tête de l'animal. Ainsi, des rats ayant subi des lésions dans le noyau caudé (structure étant connue comme étant impliquée dans la localisation égocentrique), à l'opposé de rats ayant subi des lésions dans la formation hippocampique (liée à la localisation exocentrique), éprouvent des difficultés à regagner un site-cible.

Chez certaines espèces d'oiseaux dissimulant des provisions, des lésions au niveau de ce qui s'apparente à l'hippocampe perturbent la faculté de retrouver les caches tout en laissant intacte la capacité de cacher la nourriture et de rechercher ces caches ensuite. Chez le pigeon voyageur, des lésions semblables perturbent l'habileté à rejoindre l'habitat mais n'affectent pas le comportement d'orientation vers l'habitat.

Tendances théoriques et modélisations récentes

Le concept de carte mentale, puis, les découvertes de groupe de cellules sensibles à l'information spatiale dans l'hippocampe donnèrent naissance à de nombreux modèles visant à rendre compte des performances spatiales de l'animal et à décrire les substrats neuronaux impliqués.

Une des conceptions modernes fut lancée par LEONARD et MCNAUGHTON (1990), dont le modèle est basé sur les propriétés directionnelles des cellules de lieu, et qui considère que la structure de base de la représentation est une matrice de correspondance entre les vues locales et des mouvements locomoteurs permettant le déplacement entre ces vues. Cependant, les propriétés des comportements prévus par le modèle sont loin de traduire la flexibilité observée dans bien des situations.

Plusieurs autres modèles se sont focalisés sur les mécanismes neuronaux sous-tendant l'activité spatiale des animaux. D'autres ont appréhendé le problème de la performance spatiale par ses aspects globaux. Des modèles intermédiaires se sont développés.

Certains ont tenté d'éclaircir les processus sous-jacents à la navigation par endroits (*place navigation*) en spécifiant comment l'animal traite l'information basée sur la localisation pour effectuer ce type de navigation, sans s'appuyer de façon excessive sur des mécanismes neuronaux hypothétiques.

Un tel type de modèle fut développé par CARTWRIGHT et COLLET (1982, 1983, 1987) pour rendre compte de la navigation par endroit chez les abeilles.

Ce modèle inspira celui de BENHAMOUN, BOVET et POU CET (1995) décrivant la navigation par site chez les mammifères. Ces auteurs ont développé un algorithme pouvant rendre compte de cette habileté. Cet algorithme est basé sur l'information angulaire fournie par les localisations et les tailles angulaires des

repères plutôt que sur les distances métriques. Ceci est exécuté par un système combinant des procédures de calcul élémentaire et deux types de réseaux de mémoires associatives (un premier pour apprendre à l'animal les modifications de la perspective environnementale engendrées par le déplacement de l'animal et un second pour apprendre comment le panorama actuel est orienté par rapport à une direction de référence générale).

Les modèles précités sont basés sur la présupposition de l'existence de carte mentale, du moins chez les mammifères, ce qui, pourtant, ne semble pas être reconnu par tous.

Il semble actuellement acquis que le concept de carte cognitive au sens donnée par TOLMAN ou O'KEEFE et NADEL ne soit plus envisageable. L'existence de cartes mentales, selon la redéfinition de GALLISTEL est également mise en doute.

Cependant, la problème engendré par le concept de carte mentale provient du terme lui-même. Un bon nombre des représentations acquises par l'animal pourraient être appelé « carte » au sens large du terme.

Certains auteurs préfèrent abandonner définitivement l'idée de carte mentale tandis que d'autres préfèrent en améliorer la définition. Cependant, la connotation visuelle et topographique du mot *carte* semble rester une contrainte pour l'intégration des processus sous-entendus par le concept.

BIBLIOGRAPHIE

- BEDNEKOFF et RUSSEL (1996). — Observational spatial memory in Clark's nutcrackers and Mexican jays. *Animal Behavior*, **52** : 833-839.
- BENHAMOU S. (1996). — No evidence for cognitive mapping in rats. *Animal Behavior*, **52** : 201-212.
- BENHAMOU S. (1997). — On systems of reference involved in spatial memory. *Behavioural Processes*, **40** : 146-163.
- BENHAMOU S., P. BOVET et B. POU CET (1995). — A model for place navigation in mammals. *Journal of Theoretical Biology*, **173** : 163-178.
- BENHAMOU S., B. POU CET (1996). — A comparative analysis of spatial memory processes. *Behavioural Processes*, **35** : 113-126.
- BENNET A. (1996). — Do animals have cognitive maps ? *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 219-224.
- BEUGNON G. et J.P. LACHAUD (1992). — La représentation spatiale chez l'insecte. *Psychologie Française*, **37** : 21-28.
- BLUM K. et L. ABBOTT (1996). — A model of spatial map formation in the hippocampus of the rat. *Neural Computation*, **8** : 85-93.
- BURT T., R. HOLLAND et T. GUILFORD (1997). — Further evidence for visual landmark involvement in the pigeon's familiar area map. *Animal Behavior*, **53** : 1203-1209.
- COLLETT T. (1996). — Insect navigation en route to the goal. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 227-235.

- DRYER F. (1991). — Bees acquire route-base memories but not cognitive maps in familiar landscape. *Animal Behavior*, **41** : 239-246.
- DRYER F. (1996). — Spatial memory and navigation by honeybees on the scale of the foraging range. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 147-153.
- ETIENNE A., R. MAURE et V. SÉGUINOT (1996). — Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 201-209.
- FEIGENBAUM J. et E. ROLLS (1991). — Allocentric and egocentric spatial information processing in the hippocampal formation of the behaving primate. *Psychobiology*, **19** : 21-40.
- GALLISTEL C. et A. CRAMER (1996). — Computations on metric maps in mammals. *The Journal of Theoretical Biology*, **199** : 211-217.
- ISNEC M., P. COUVILON et M. BITTERMAN (1997). — Short-term spatial memory in honeybees. *Animal Learning and Behavior*, **25** (2) : 165-170.
- LEJEUNE M. (1996). — Peut-on croire en l'existence de représentations mentales imagées chez les animaux ? *Cah. Ethol.*, **16** (3) : 307-318.
- LUSCHI P. et P. DALL'ANTONIA (1993). — Anosmic pigeons orient from familiar sites by relying on the map-and-compass mechanism. *Animal Behavior*, **46** : 1195-1203.
- MATTHEWS D. et Ph. BEST (1995). — Fimbria/fornix lesions facilitate the learning of a nonspatial response task. *Psychonomic Bulletin and Review*, **2** (1) : 113-116.
- MENZEL E. (1973). — Chimpanzee spatial memory organization. *Science*, **182** : 943-945.
- MENZEL R., K. GEIGER, L. CHITTKA, J. JOERGES, J. KUNZE et U. MÜLLER (1996). — The knowledge base of bee navigation. *The journal of Experimental Biology*, **199** : 141-146.
- MENZEL R. et U. MÜLLER (1996). — Learning and memory in honeybees. *Annual Review of Neuroscience*, **19** : 379-404.
- POUCET B. et C. THINUS-BLANC (1992). — Cognition spatiale et organisation nerveuse. *Psychologie Française*, **37** : 47-54.
- SHERRY D. et S. DUFF (1996). — Behavioural and neural basis of orientation in food-storing birds. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 165-172.
- SHERRY D., L. JACOBS et J. GAULIN (1992). — Spatial memory and adaptative specialization of the hippocampus. *Trends in Neurosciences*, **15** (8) : 298-303.
- WALCOTT C. (1996). — Pigeon homing : observations, experiments and confusions. *The Journal of experimental Biology*, **199** : 21-27.
- WEHNER R. et R. MENZEL (1990). — Do insects have cognitive maps ? *Annual Review of Neuroscience*, **13** : 403-414.
- WEHNER R., B. MICHEL et P. ANTONSEN (1996). — Visual navigation in insects : coupling of egocentric and geocentric information. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 129-140.
- WILTSSCHKO W. et R. WILTSSCHKO (1996). — Magnetic orientation in birds. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 29-38.
- ZEIL J., A. KELBER et R. VOSS (1996). — Structure and function of learnings flights in bees and wasps. *The Journal of Experimental Biology*, **199** : 245-252.