

Cours 2017-2018:

Origines du langage et singularité de l'espèce humaine

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

Cours n°3

L'apprentissage de symboles chez l'animal

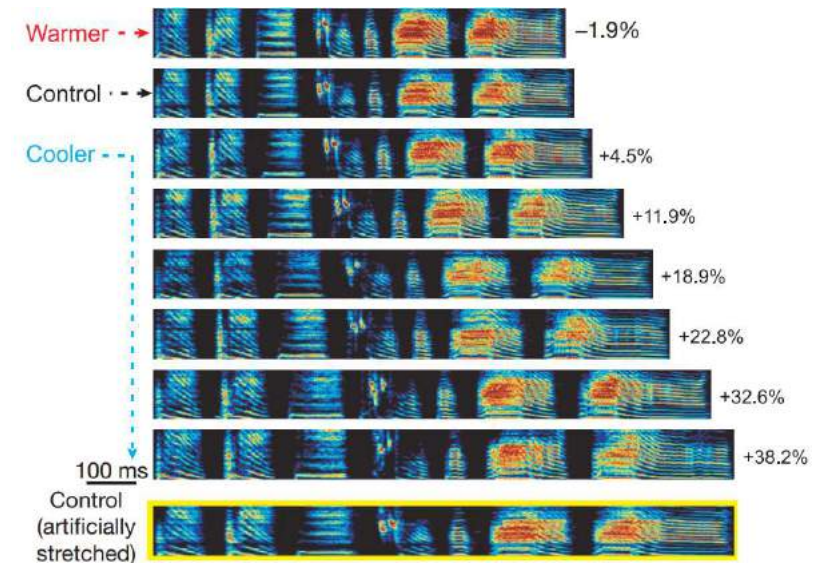
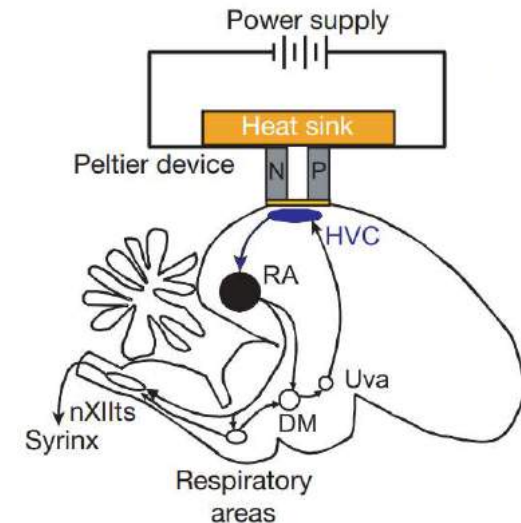
Fresque de Marietta Ren (mariettaren.com)



L'apprentissage du chant chez l'oiseau: Résumé de l'épisode précédent

L'apprentissage du chant chez l'oiseau présente de nombreux parallèles avec l'apprentissage du langage dans l'espèce humaine:

- Organisation hiérarchique du chant: notes, syllabes, motifs
- Variations dialectales apprises
- Apprentissage en deux étapes:
 - Mémorisation des statistiques du chant (transitions entre syllabes)
 - Puis production du chant
 - avec babillage initial
 - Et répétition initiale de syllabes, suivie de l'insertion progressive de syllabes nouvelles
- Réseau cérébral bien identifié
 - Aires organisées de façon hiérarchique pour la production du chant: tronc cérébral, RA, HVC
 - Région HVC qui répond à la fois à la perception et à la production du chant
 - Avec neurones ultra-précis, qui ne déchargent qu'à un moment très précis du chant.
 - Et effet de dilatation du chant lors du refroidissement de l'aire HVC – et effet similaire dans l'aire de Broca!

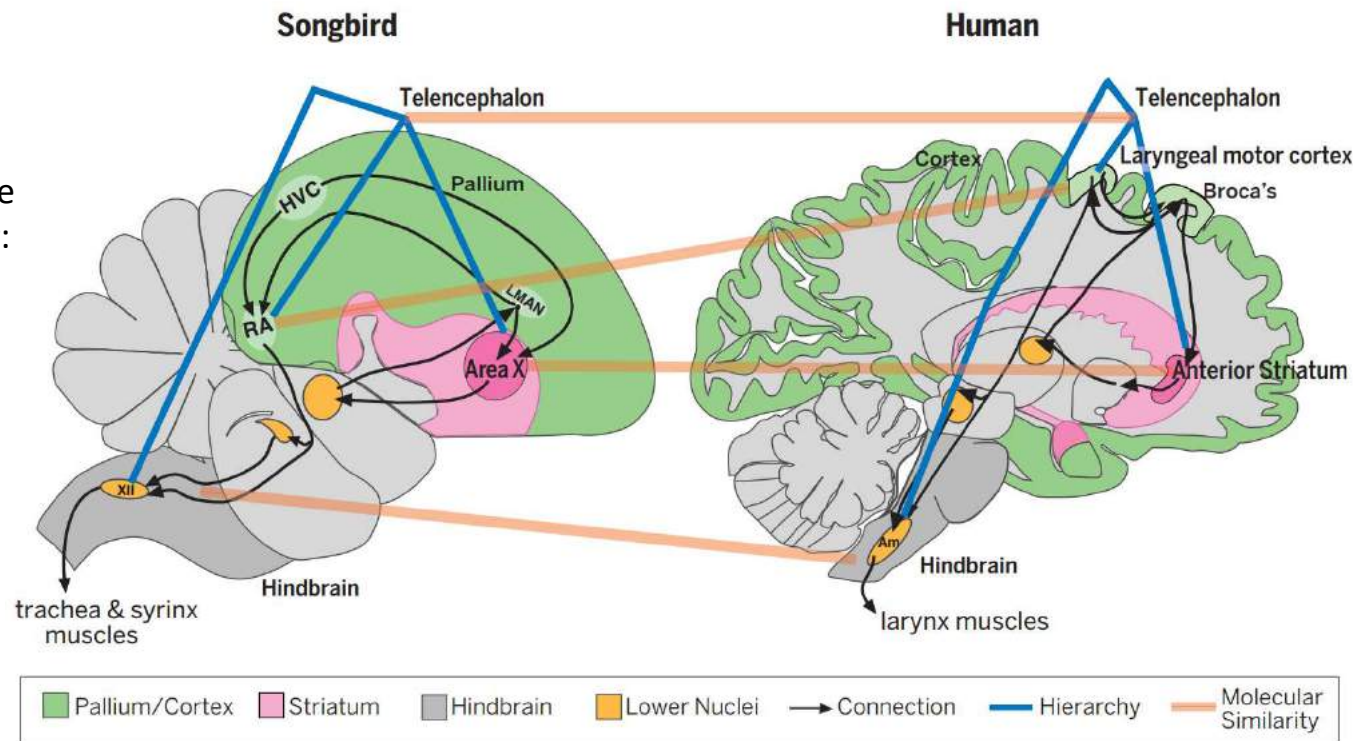


Parallélisme génétique dans les circuits neuronaux de l'apprentissage vocal

Pfenning, A. R., Hara, E., Whitney, O., Rivas, M. V., Wang, R., Roulhac, P. L., ... Jarvis, E. D. (2014). Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds. *Science*, 346(6215), 1256846.

Analyse des patrons d'expression génétique chez l'homme et diverses autres espèces capables d'apprentissage vocal (oiseaux chanteurs, colibri, perruche) ou pas (singe macaque, colombe, caille). Découverte de similarités génétiques remarquables entre le cerveau de l'homme et celui de l'oiseau. En particulier:

- Les gènes exprimés dans le noyau du tronc cérébral associé à la production vocale sont similaires.
- RA ressemble au cortex moteur du larynx
- L'aire X ressemble au putamen
- Données nouvelles :
- Hvc présente des similarités, à la fois avec les neurones de la couche 5 du cortex moteur, et avec les aires de Wernicke et de Broca.
- LMAN ressemble aux neurones de la couche 2 de l'aire de Broca.
- Les circuits neuronaux se ressemblent également:
- au niveau sous-cortical (boucle cortex-striatum-thalamus)
- et dans l'existence de projections directes du cortex moteur (RA) vers les neurones moteurs du tronc cérébral, sans relais dans la formation réticulée.



Identifying molecular brain similarities across species. Brain region gene expression specializations were hierarchically organized into specialization trees of each species (blue lines), including for circuits that control learned vocalizations (highlighted green, purple, and orange regions). A set of comparative genomic algorithms found the most similarly specialized regions between songbird and human (orange lines), some of which are convergently evolved.

Parallélisme anatomique et génétique

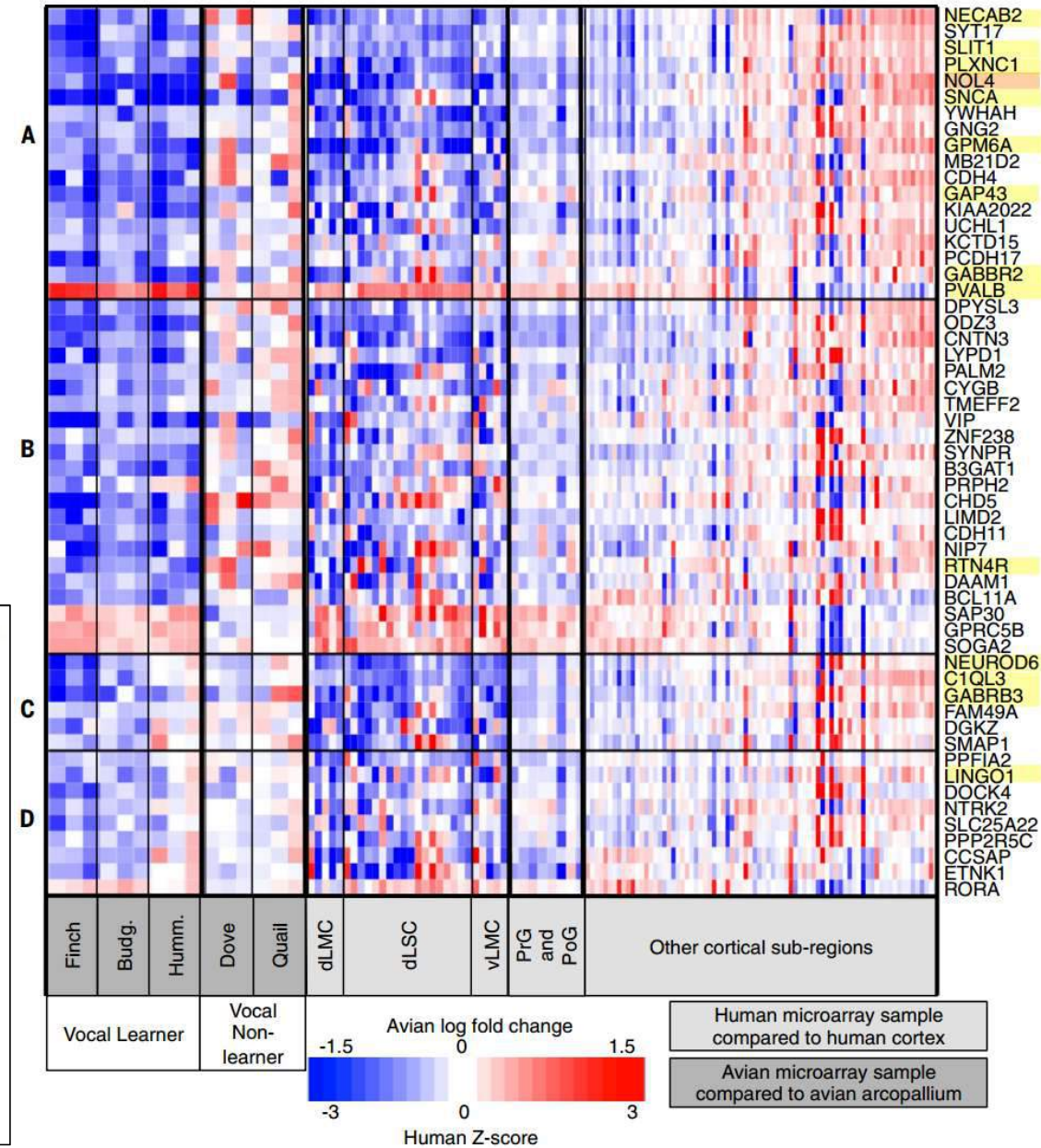
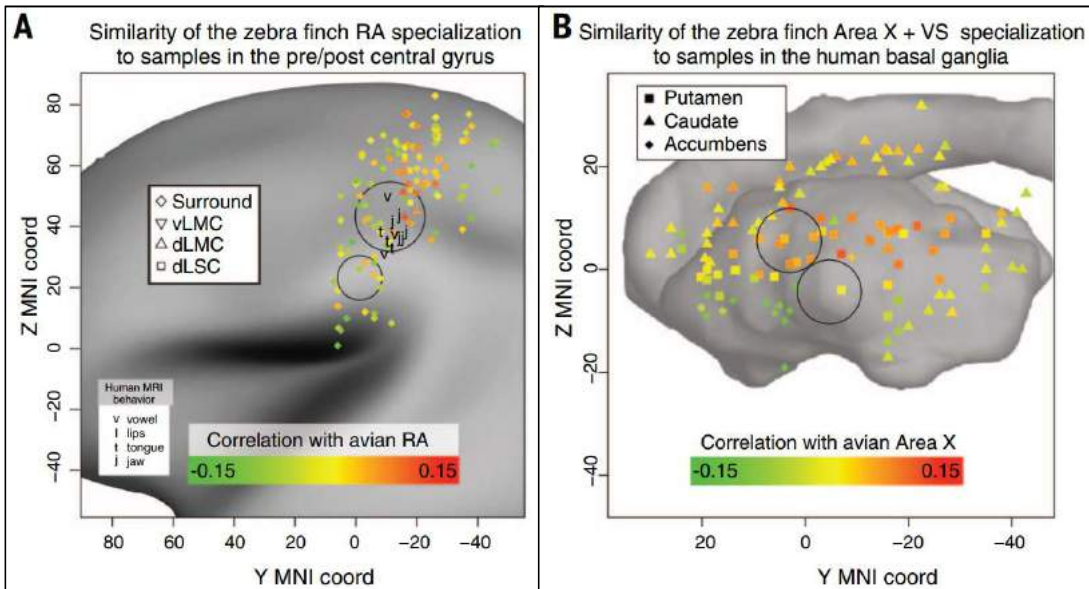
Pfenning, A. R., Hara, E., Whitney, O., Rivas, M. V., Wang, R., Roulhac, P. L., ... Jarvis, E. D. (2014). Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds. *Science (New York, N.Y.)*, 346(6215), 1256846. <https://doi.org/10.1126/science.1256846>

Exemple des parallèles remarquables entre profils génétiques de RA chez les oiseaux chanteurs (pinson [*finch*], perruche [*budgerigar*] et colibri [*hummingbird*]) et le cortex laryngé chez l'homme.

Ces parallèles ne s'observent pas chez les oiseaux non-chanteurs (colombe [*dove*], et caille [*quail*]).

Ils pointent spécifiquement vers le cortex du larynx.

De même l'aire X correspond étroitement au putamen.



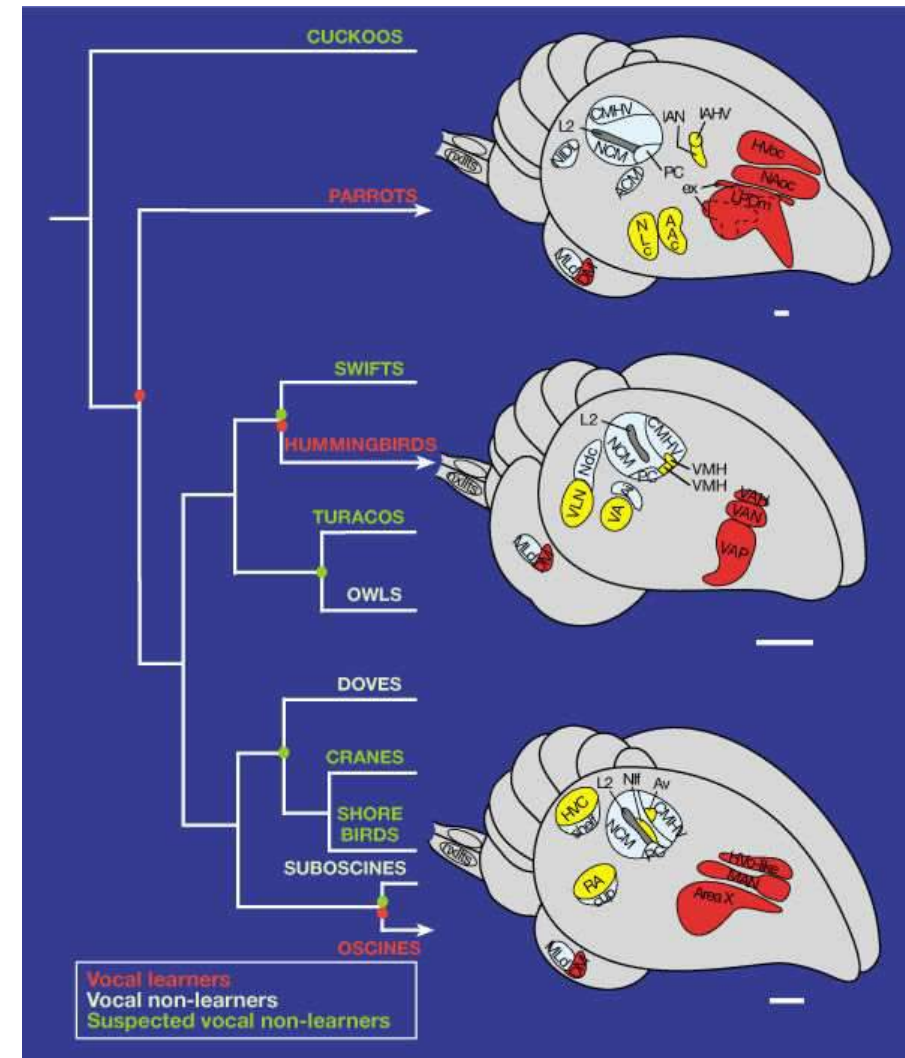
Tous les animaux capables d'apprentissage vocal présenteraient une architecture cérébrale similaire, due à une évolution convergente.

Pfenning, A. R., Hara, E., Whitney, O., Rivas, M. V., Wang, R., Roulhac, P. L., ... Jarvis, E. D. (2014). Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds. *Science (New York, N.Y.)*, 346(6215), 1256846.

Toutes les espèces d'oiseaux capables d'apprentissage vocal semblent présenter des circuits similaires (perroquets, colibris, passereaux; et des travaux sont en cours dans le laboratoire de Jarvis sur les chauve-souris).

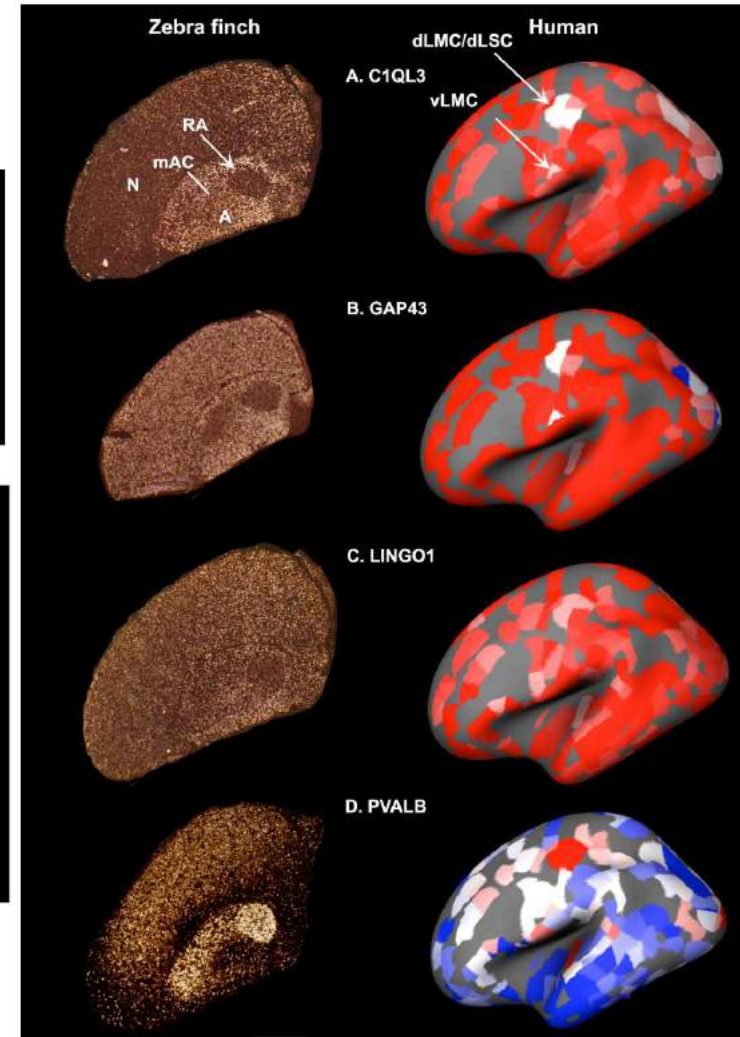
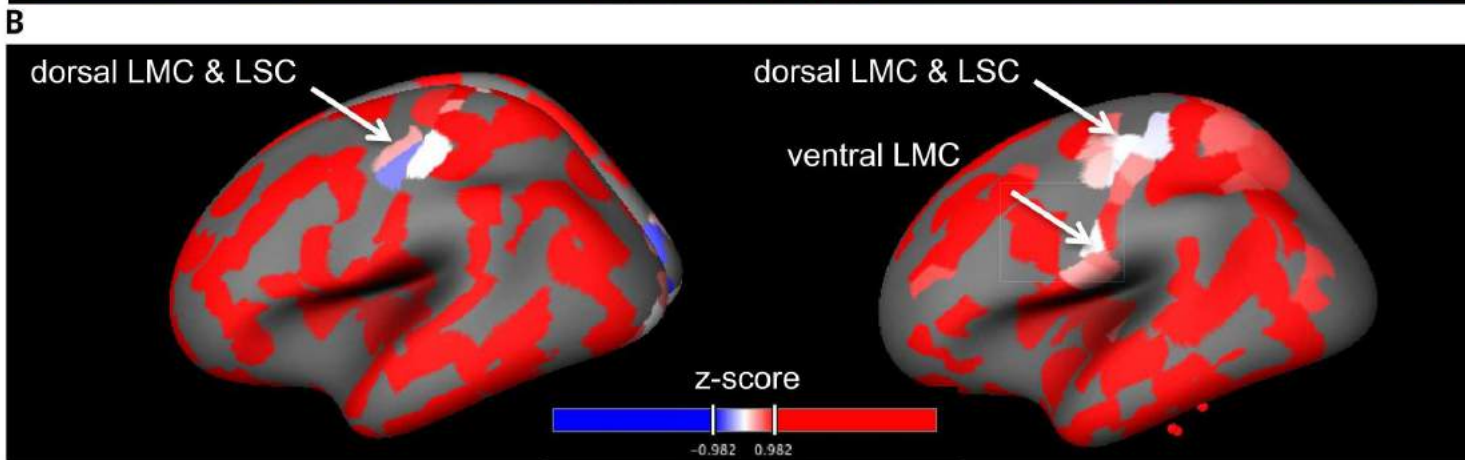
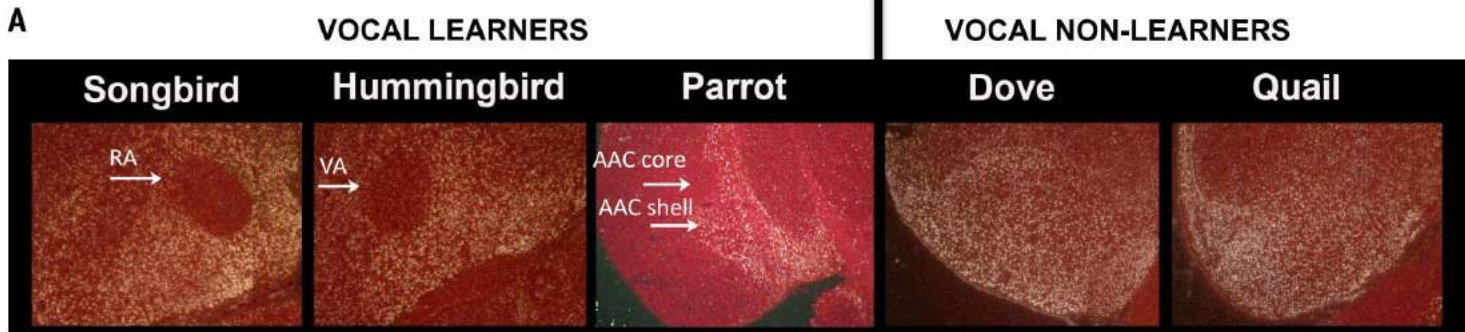
Il ne peut s'agir que d'une évolution convergente, à travers des clades distinctes séparées par des dizaines ou des millions d'années d'évolution (68 millions entre les différentes espèces d'oiseaux, 310 millions entre l'homme et les oiseaux).

→ Situation comparable à celle des gènes codant pour les opsines par exemple: les contraintes tant sur la fonction que sur le développement des circuits neuronaux doivent être telles qu'elles canalisent l'évolution vers certaines solutions reproductibles.



Certains gènes sont très spécifiquement sous-exprimés ou sur-exprimés dans le cortex sensori-moteur du larynx humain, et dans le noyau RA des oiseaux

Gène SLIT1 (dont l'expression est régulée par FoxP2)



Le rôle du gène FoxP2

Le gène FoxP2 a été découvert dans la famille KE : la moitié des membres de cette famille (15 personnes sur 4 générations) présentaient une mutation ponctuelle et des troubles du langage ainsi qu'une dyspraxie oro-faciale.

C'est la première description d'une mutation autosomique dominante affectant le langage parlé (y compris en compréhension).

Les personnes affectées présentent des réductions de matière grise (notamment dans la région de Broca) et une anomalie d'activation de l'aire de Broca et du putamen dans une tâche de génération de verbes.

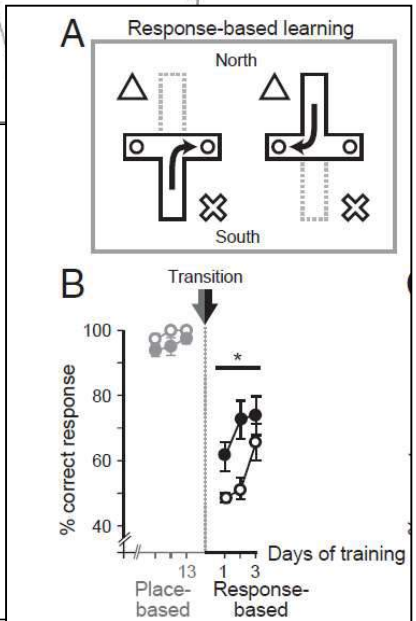
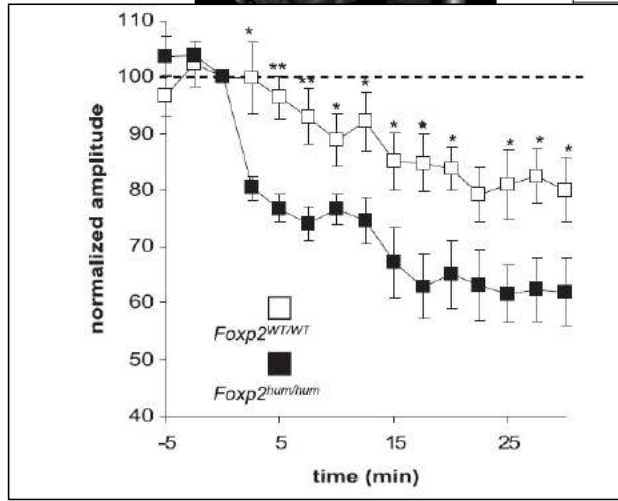
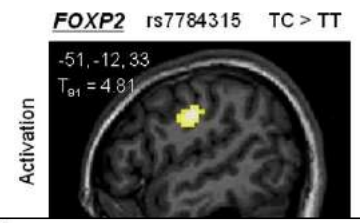
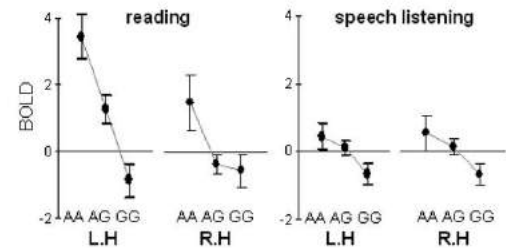
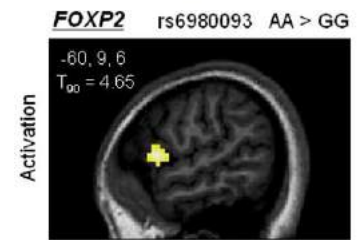
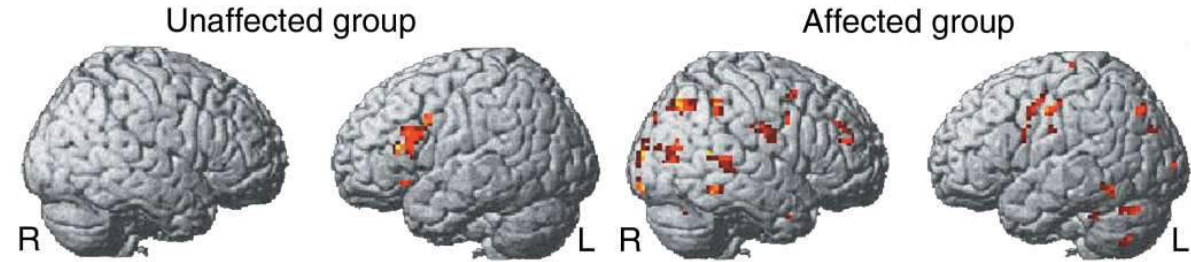
On retrouve une modulation de cette activité chez des sujets sains en fonction du polymorphisme de FoxP2.

FoxP2 code pour un facteur de transcription et régule de nombreux gènes.

C'est un gène hautement conservé, mais deux substitutions d'acides aminés distinguent l'espèce humaine du chimpanzé (3 par rapport à la souris), ce qui suggère une pression d'évolution récente.

FoxP2 est impliquée dans la communication vocale aussi bien chez la souris que chez les oiseaux.

- Il est surexprimé dans l'aire X (analogue du striatum) de façon saisonnière au moment de l'apprentissage vocal.
- Interférer avec ce gène induit des déficits d'apprentissage vocal chez l'oiseau chanteur... et des anomalies des vocalisations chez la souris.
- La souris avec la version humaine de FoxP2 présente une augmentation de la dépression à long terme dans le striatum dorsolatéral
- et une accélération de l'apprentissage procédural (peut-être une facilitation du *chunking*?)



Conclusions sur la communication animale spontanée

De très nombreuses espèces animales emploient spontanément des systèmes de communication vocale.

Il faut distinguer

- Les espèces où **ce système de communication est largement figé** (même s'il permet de communiquer quelques contenus sémantiques) :
 - cas des primates non-humains, comme les singes vervets ou les singes de Campbell
- Les espèces où **ce système est flexible et appris** par l'exposition aux vocalisations des congénères (même s'il ne fait pas référence à des contenus spécifiques)
 - cas des oiseaux chanteurs

Deux singularités possibles de l'espèce humaine:

- Seule l'espèce humaine semble présenter les deux propriétés: **apprentissage vocal et référence sémantique**.
- A part le langage humain, aucun système **spontané** de communication animale ne semble faire appel à une **syntaxe** complexe pour faire référence à des **contenus combinatoires**

Mais: les animaux seraient-ils capables d'apprendre de tels systèmes si on leur enseignait ?

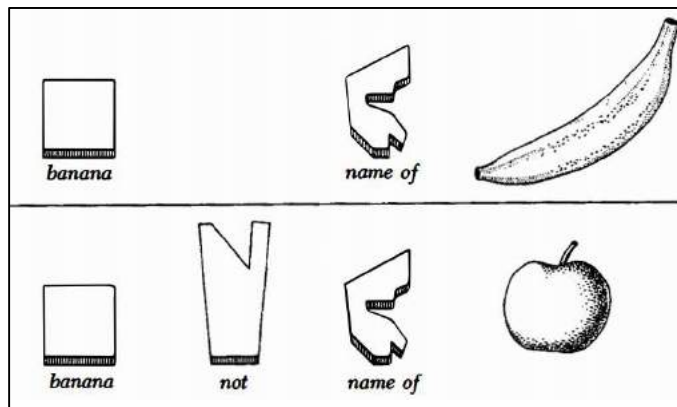
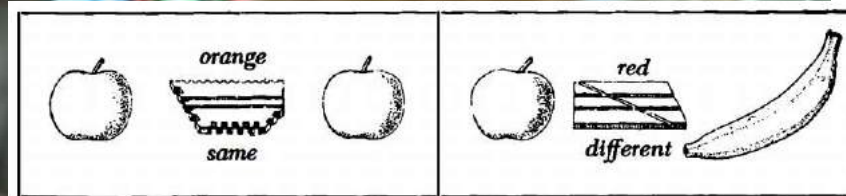
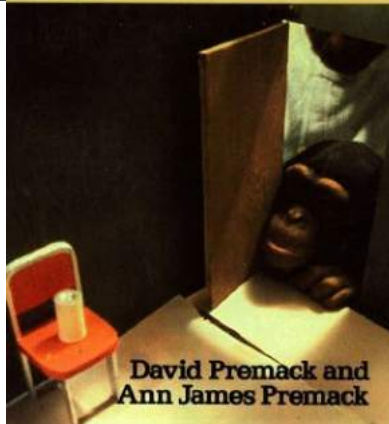
Aujourd'hui: L'apprentissage de **symboles artificiels** chez l'animal

Les semaines suivantes: Apprentissage de **grammaires artificielles**

Les animaux peuvent apprendre un grand vocabulaire de signes



THE MIND OF AN APE



- Sue Savage-Rumbaugh avec Kanzi (Bonobo)
 - David et Ann Premack avec Sarah
 - Tetsuro Matsuzawa avec Ai
 - Allen et Beatrix Gardner avec Washoe (~350 gestes de l'American Sign Language)
- Etc...

Mais aussi

- Josep Call avec Rico (chien)
 - Irene Pepperberg avec Alex (perroquet gris)
 - Louis Herman avec ses dauphins
- Etc...



Qu'est-ce qu'un symbole?

Deacon, T. (1997). *The symbolic species*. New York: Norton.

Nieder, A. (2009). Prefrontal cortex and the evolution of symbolic reference. *Curr Opin Neurobiol*, 19(1), 99–108.

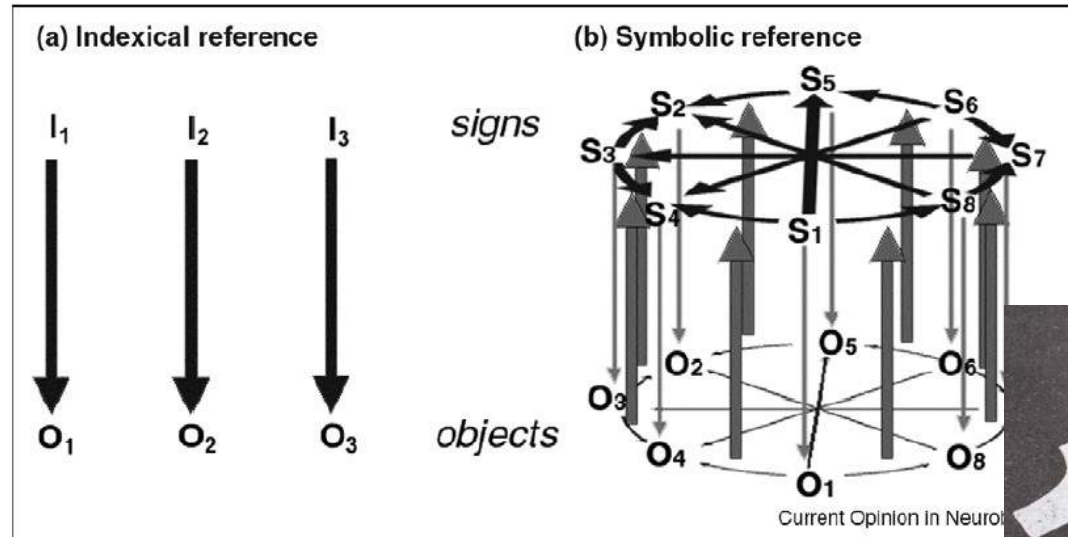
A la suite de Charles Sanders Peirce, Deacon et Nieder introduisent une distinction entre plusieurs types de **signes**, c'est-à-dire de **relations signifiant – signifié** : **icônes**, **indices**, et **symboles**.

- **Icône**: il existe une relation non-arbitraire entre signifiant et signifié
- **Index** : chaque signe arbitraire isolé fait référence à un objet, mais pas de système combinatoire.
- **Symbole**: les signes sont reliés entre eux par un vaste système combinatoire de relations signe-signe qui est isomorphe aux relations entre les objets.



Cours d'aujourd'hui:

- De nombreux animaux peuvent acquérir plusieurs centaines de signes arbitraires (relations signifiant/signifié).
- Ces signes fonctionnent plutôt comme des **indices** que comme des **symboles**.
- Deux différences majeures avec les "vrais" symboles:
 - Absence de **réversibilité**
 - Absence d'un **système de règles** complexes liant les signes entre eux.



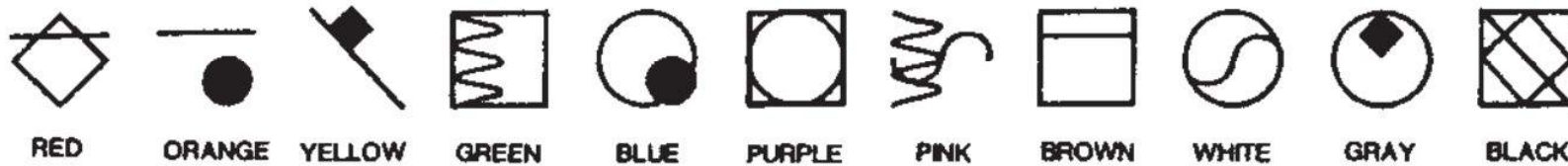
Apprentissage de signes chez le chimpanzé Ai

Matsuzawa, T. (1985). Use of numbers by a chimpanzee. *Nature*, 315(6014), 57–9.

Object



Colour



Number



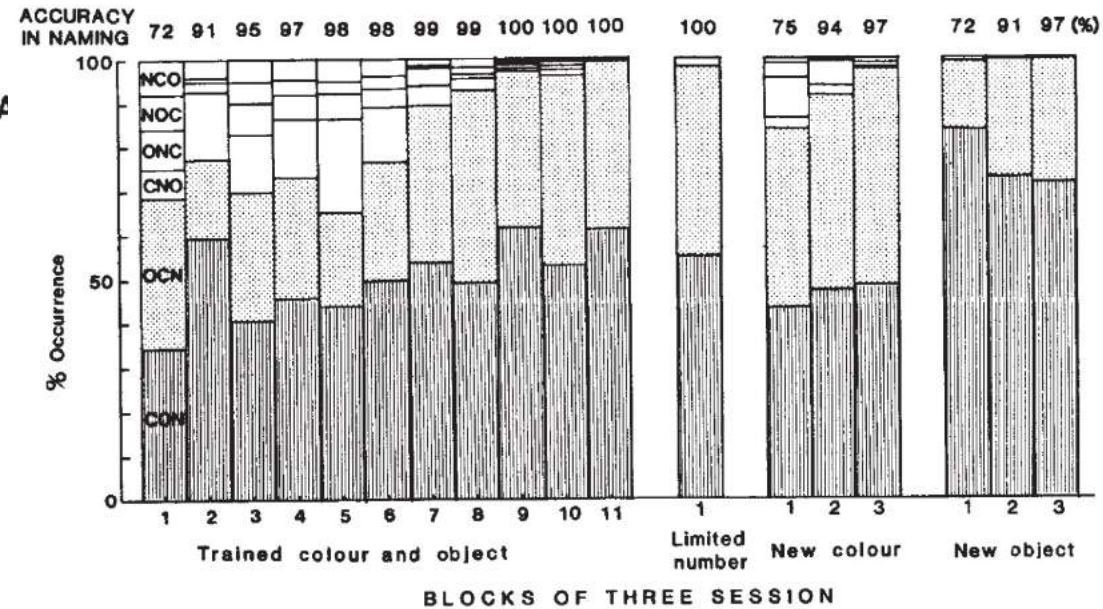
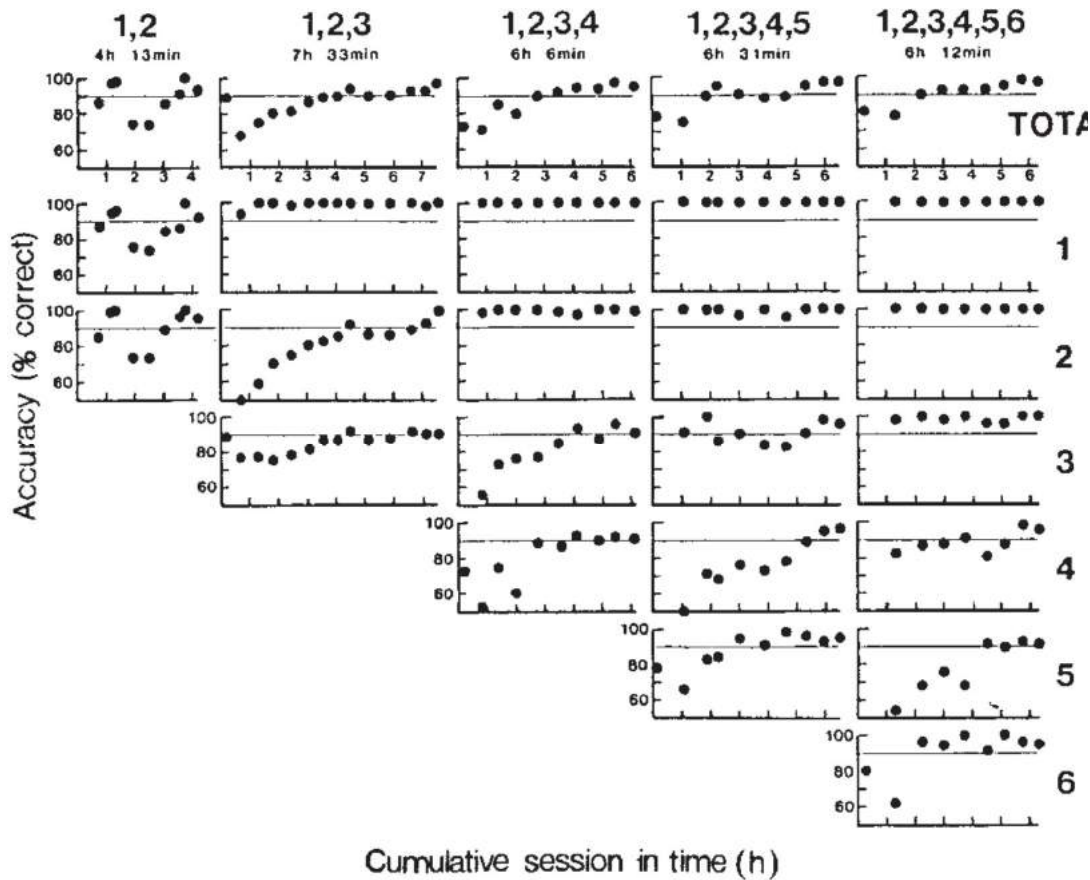
- On montre à l'animal un ensemble d'objets.
On lui demande de choisir 3 signes indiquant:
- Leur identité
 - Leur couleur
 - Leur nombre

Apprentissage de signes chez le chimpanzé Ai

Matsuzawa, T. (1985). Use of numbers by a chimpanzee. *Nature*, 315(6014), 57–9.

L'apprentissage demande un temps considérable, et qui ne diminue pas avec le nombre de chiffres maîtrisés.

L'animal adopte spontanément deux ordres préférentiels: Couleur, objet, nombre ; ou bien objet, couleur, nombre



Apprentissage de signes numériques chez l'animal

Kawai, N., & Matsuzawa, T. (2000). Numerical memory span in a chimpanzee. *Nature*, 403(6765), 39-40.

Tomonaga, M., & Matsuzawa, T. (2002). Enumeration of briefly presented items by the chimpanzee (*Pan troglodytes*) and humans (*Homo sapiens*).
Anim Learn Behav, 30(2), 143-157

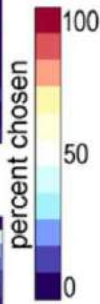
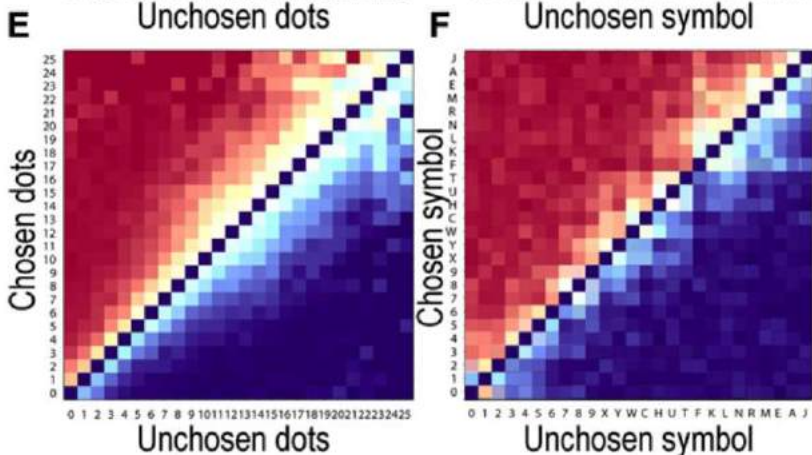
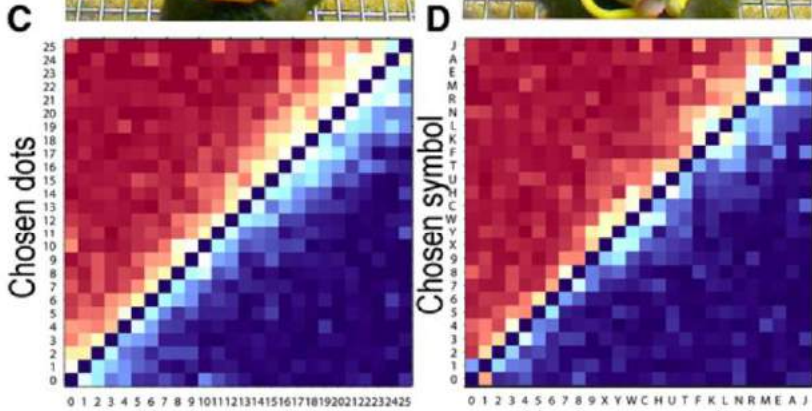
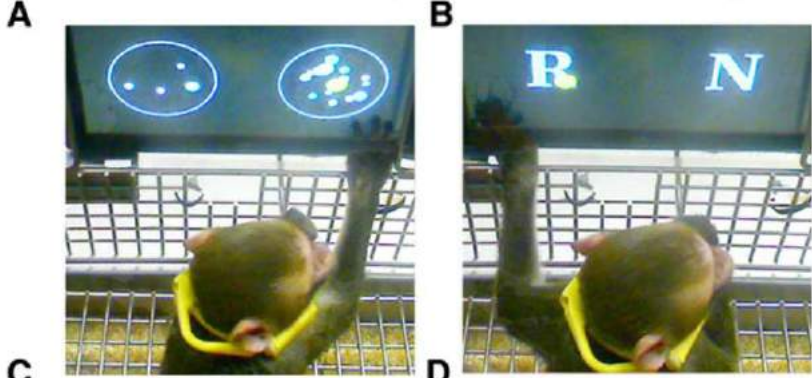


L'apprentissage des signes permet des jugements rapides et précis.

Il « libère » également l'animal de la contingence immédiate de la quantité.

[Boysen, S. T., & Berntson, G. G. (1995). Responses to quantity: perceptual versus cognitive mechanisms in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *J Exp Psychol Anim Behav Process*, 21(1), 82-86.]

Choose between dot arrays Choose between symbols



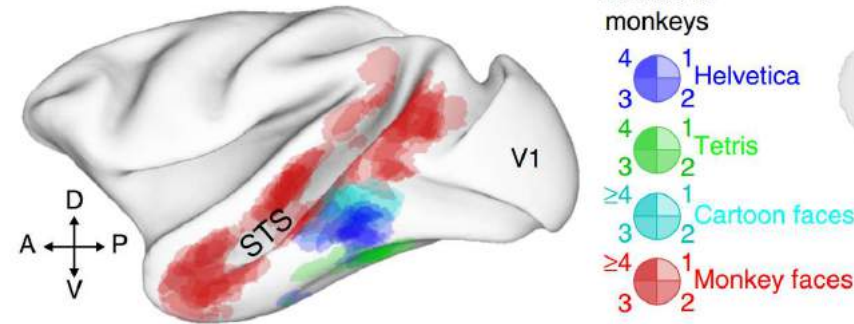
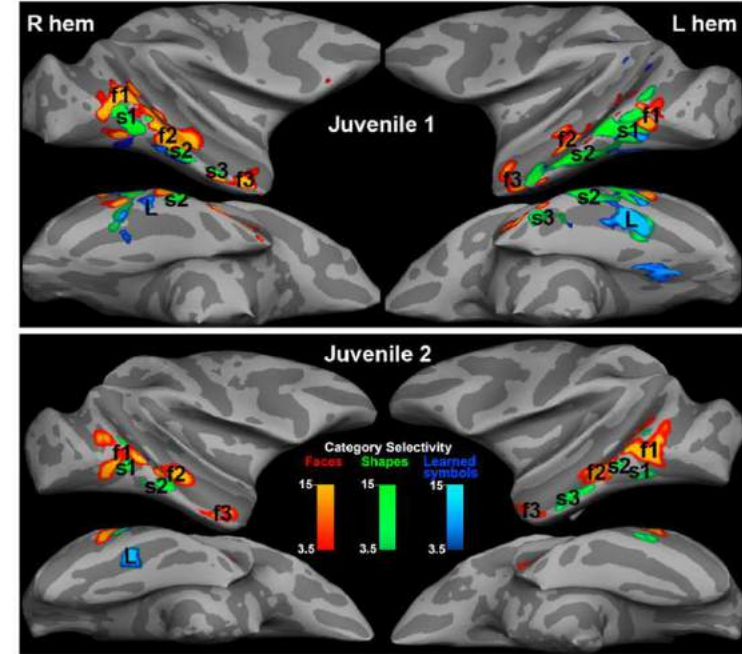
L'acquisition des signes numériques

Srihasam, K., Mandeville, J. B., Morocz, I. A., Sullivan, K. J., & Livingstone, M. S. (2012). Behavioral and Anatomical Consequences of Early versus Late Symbol Training in Macaques. *Neuron*, 73(3), 608–619.

Les singes apprennent à choisir le plus grand de deux ensembles ou de deux signes. Ils reçoivent une récompense proportionnelle au nombre indiqué.

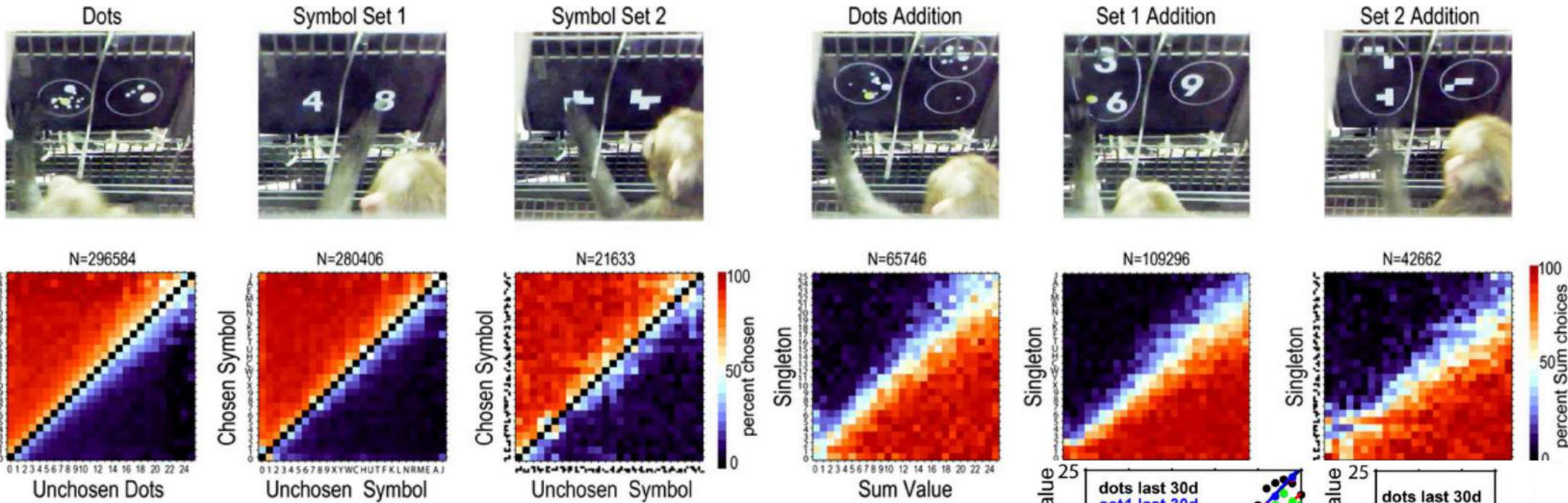
Résultats:

- Les performances sont plus précises avec les signes qu'avec les ensembles
- Les juvéniles ont une précision plus grande.
- Seuls les juvéniles montrent l'apparition d'une région spécialisée pour les signes dans le cortex inféro-temporal
- La région varie suivant la nature des signes appris (contrairement à la VWFA ou à la NFA chez l'homme)



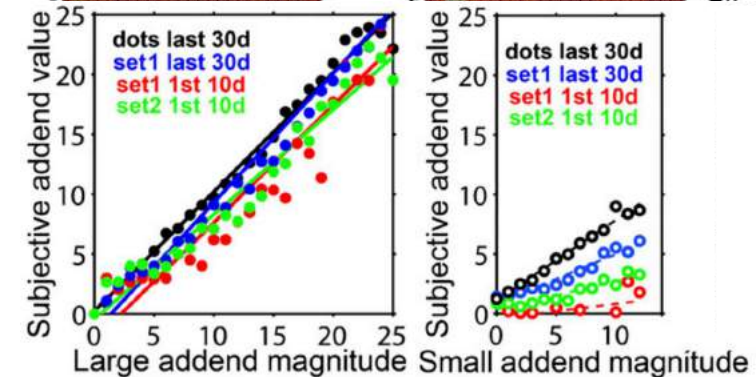
Les singes peuvent-ils apprendre à additionner?

Livingstone, M. S., Pettine, W. W., Srihasam, K., Moore, B., Morocz, I. A., & Lee, D. (2014). Symbol addition by monkeys provides evidence for normalized quantity coding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(18), 6822–6827.



Une fois les signes acquis, on demande aux singes de choisir entre un nombre et la somme de deux autres.

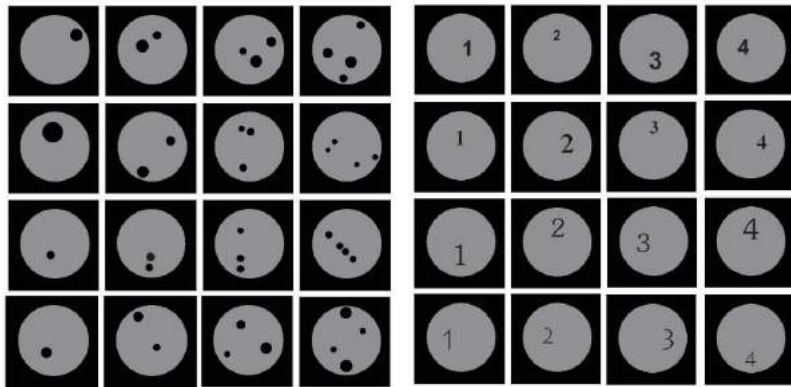
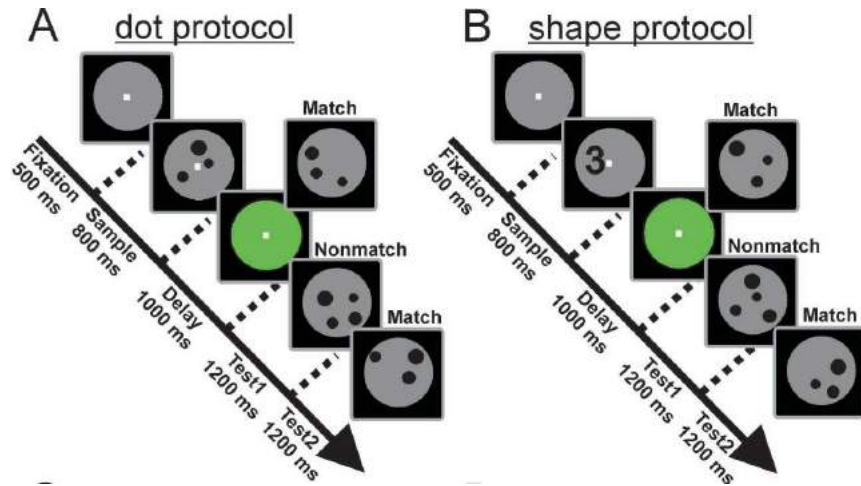
Initialement, le choix ne dépend que du plus grand des deux nombres. Il faut des jours entiers pour que l'animal augmente progressivement le poids alloué au plus petit nombre. Même à ce stade, l'analyse suggère que l'animal applique principalement un biais (Bayésien?) qui dépend de la taille du plus grand des deux nombres.



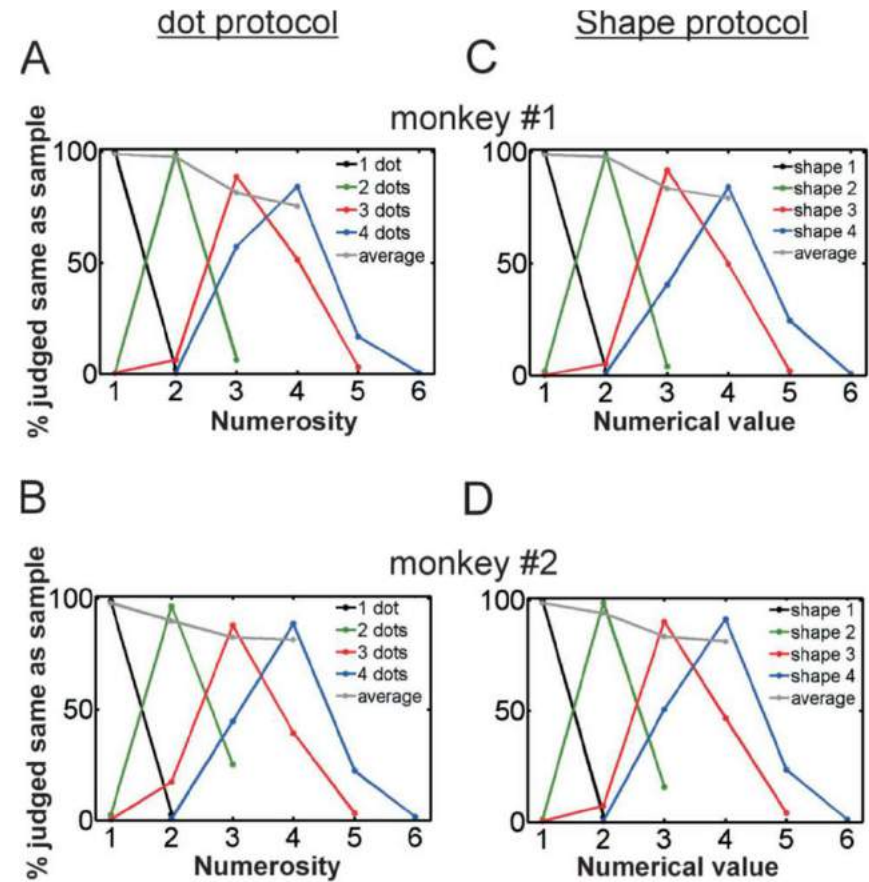
Acquisition de signes numériques chez le singe macaque

Diester and Nieder, PLOS Biology 2007

Deux singes macaques ont appris une version symbolique de la tâche d'appariement numérique différé de Nieder et Miller (2002)

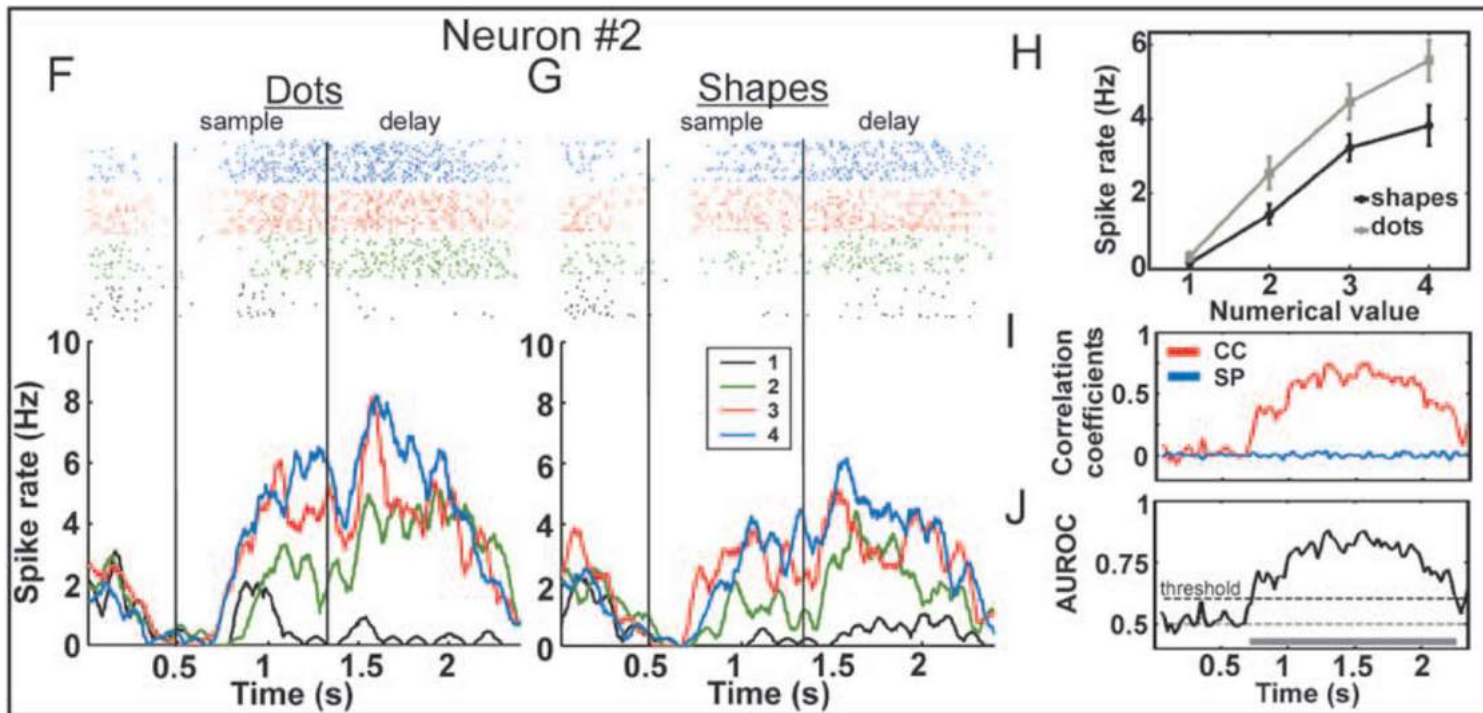


Le comportement montre que les singes sont capables d'établir un lien entre les signes et les quantités numériques correspondantes.



Acquisition de signes numériques chez le singe macaque

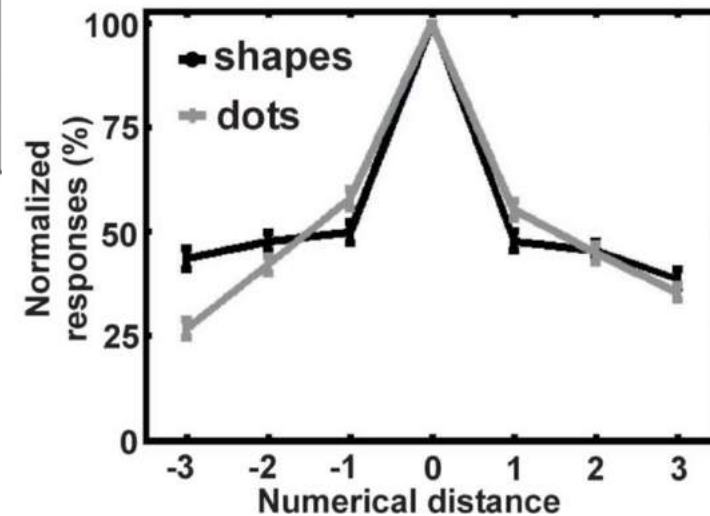
Diester and Nieder, PLOS Biology 2007



Les courbes d'accord semblent un peu plus précises pour les signes que pour les ensembles de points.

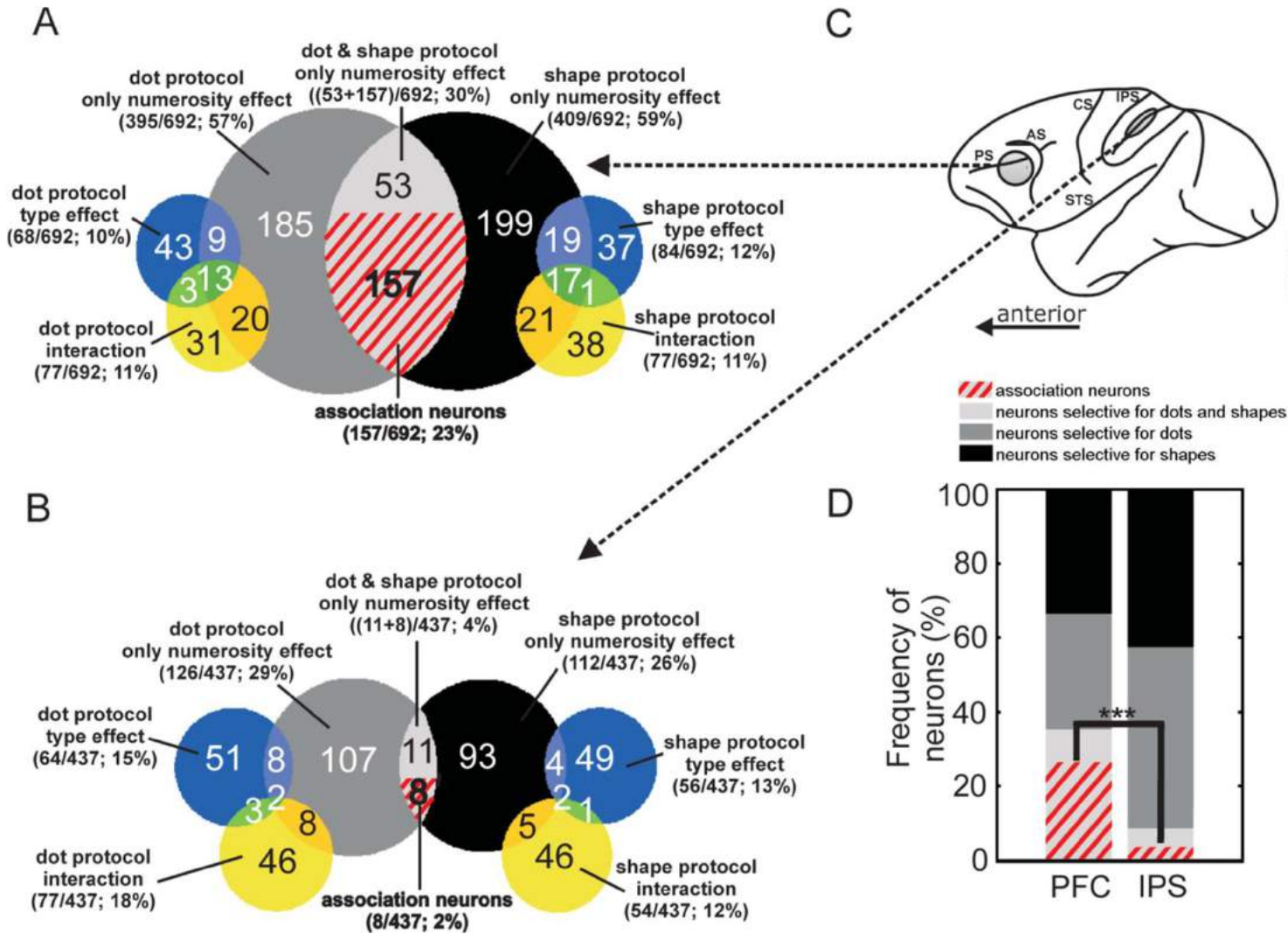
Résultats:

Dans le cortex préfrontal, on trouve de nombreux neurones qui répondent avec la même préférence aux numerosités et aux signes numériques.



Acquisition de signes numériques chez le singe macaque

Diester and Nieder, PLOS Biology 2007



Les neurones d'association qui codent pour le nombre indépendamment du format de présentation, sont nombreux dans le cortex préfrontal, mais très rares dans le cortex pariétal.

→ Contrairement aux humains, pas d'automatisation de la relation signifiant/signifié et de déplacement vers le cortex pariétal?

L'équivalence des stimuli (*stimulus equivalence*): une différence importante entre les humains et les autres primates?

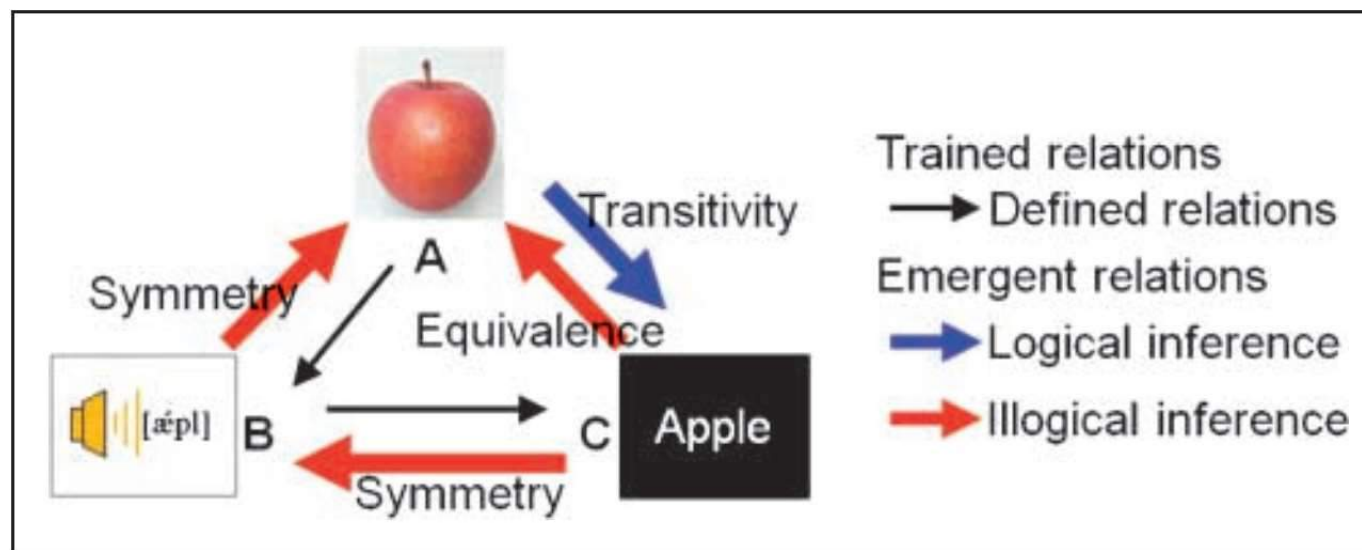
- Sidman, M., Rauzin, R., Lazar, R., Cunningham, S., Tailby, W., & Carrigan, P. (1982). A search for symmetry in the conditional discriminations of rhesus monkeys, baboons, and children. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 37(1), 23–44.
- Hall, G. A., & Chase, P. N. (1991). The relationship between stimulus equivalence and verbal behavior. *The Analysis of Verbal Behavior*, 9, 107–119.
- Lionello-DeNolf, K. M. (2009). The Search for Symmetry: 25 Years in Review. *Learning & Behavior*, 37(2), 188–203
- Ogawa, A., Yamazaki, Y., Ueno, K., Cheng, K., & Iriki, A. (2010). Neural correlates of species-typical illogical cognitive bias in human inference. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(9), 2120–2130. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21330>

Les relations entre signifiant et signifié fonctionnent dans les deux sens:

- De l'objet vers son étiquette
- Et vice-versa

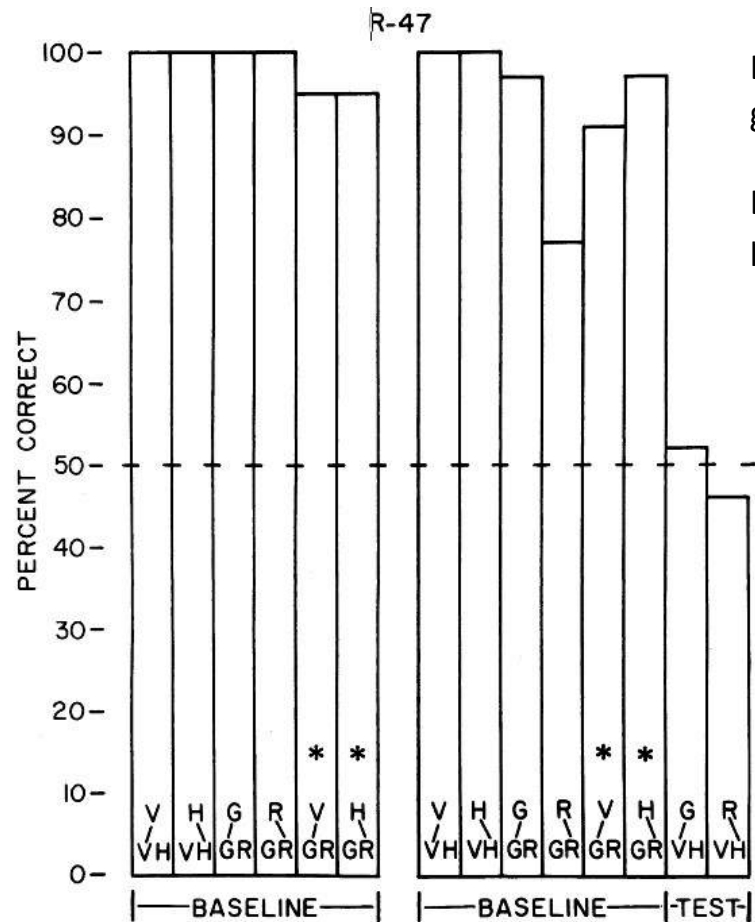
On peut parler d'une **relation d'équivalence**

- Réflexive
- Symétrique
- Transitive



Absence de réversibilité (« *symmetry* ») des associations conditionnées chez le singe

Sidman, M., Rauzin, R., Lazar, R., Cunningham, S., Tailby, W., & Carrigan, P. (1982). A search for symmetry in the conditional discriminations of rhesus monkeys, baboons, and children. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 37(1), 23–44.



Les singes macaques et les babouins échouent massivement à un test de généralisation dans la direction inverse (réversibilité ou « symétrie »).

Les enfants de 4-5 ans réussissent à généraliser en sens inverse, dans un test bien plus court que celui où les singes macaques échouent systématiquement.

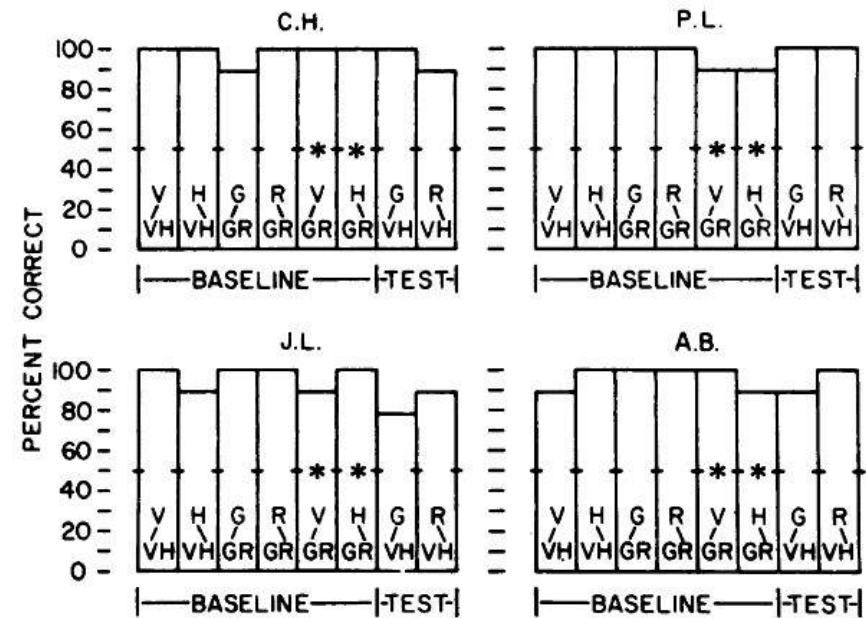
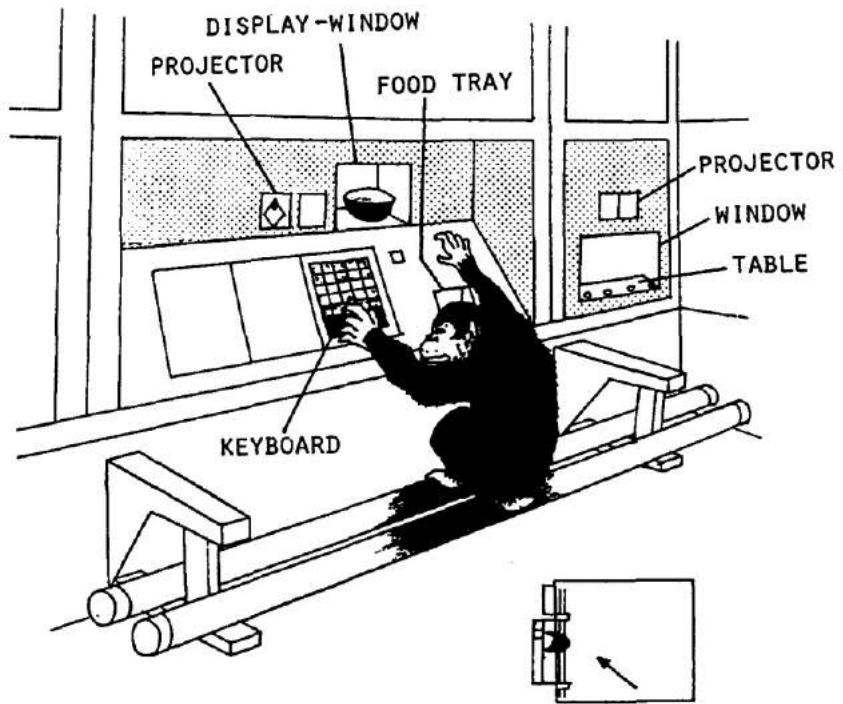


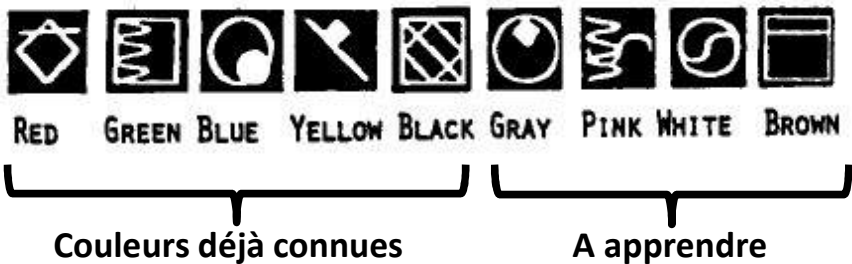
Fig. 6. Performances by four children during symmetry tests in Experiment 3. Bars depict the percentage

Fig. 3. Monkey R47's performances during Experiment 1's symmetry test (right side) and the preceding baseline session (left side). Bars depict the percentage of correct responses for each trial type (corresponding to Table 2). Stimuli for each trial type are identified at the bottom of the bars, with a line connecting each sample to its correct comparison. Asterisks denote the line-hue trial types tested for symmetry, and the two righthand bars depict the hue-line symmetry probes. All correct trials, including probes, were reinforced. Each bar represents 35 to 40 trials. Only line-line trials had differential sample schedules.



Ai a déjà appris de nombreux lexigrammes, dont 5 couleurs, dans les deux sens. On lui fait apprendre 4 nouvelles couleurs.

LEXIGRAMS FOR COLOR NAMES



L'absence de réversibilité chez le chimpanzé Ai

Kojima T: Generalization between productive use and receptive discrimination of names in an artificial visual language by a chimpanzee. Int J Primatol 1984, 5:161-182.

Deux couleurs sont apprises en production, deux autres en réception:

Production ○
On montre un objet, Ai indique le lexigramme

Réception ●
On affiche un lexigramme, Ai choisit un objet sur parmi deux.

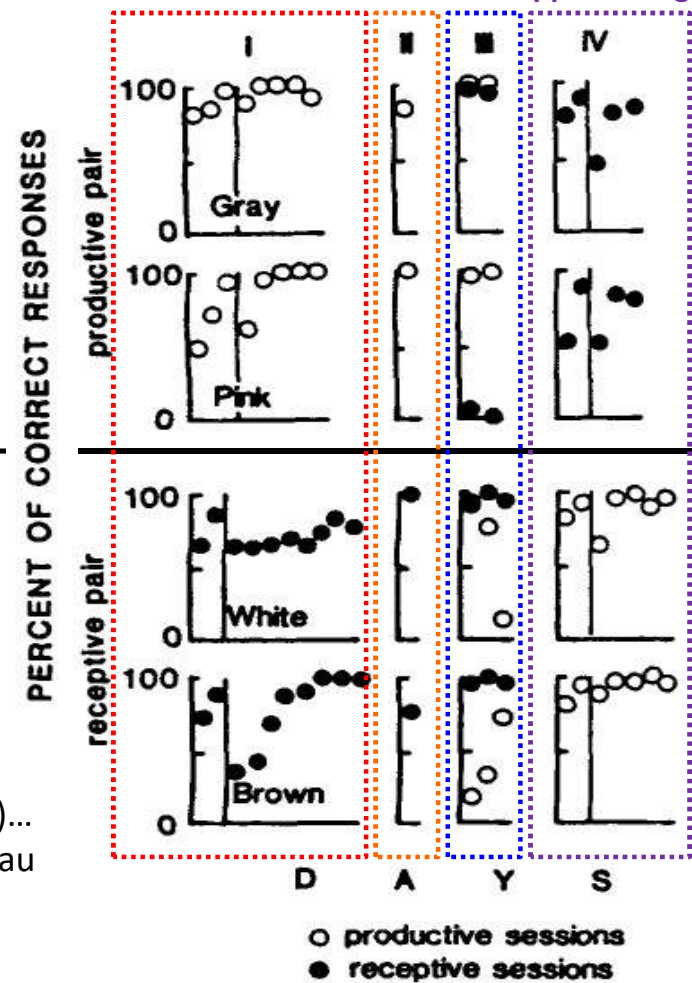
Ai apprend bien (quoiqu'il lui faille plusieurs jours pour approcher 100%)... Mais elle se comporte pratiquement au niveau du hasard dans les essais inversés.

Apprentissage

Généralisation à de nouveaux objets

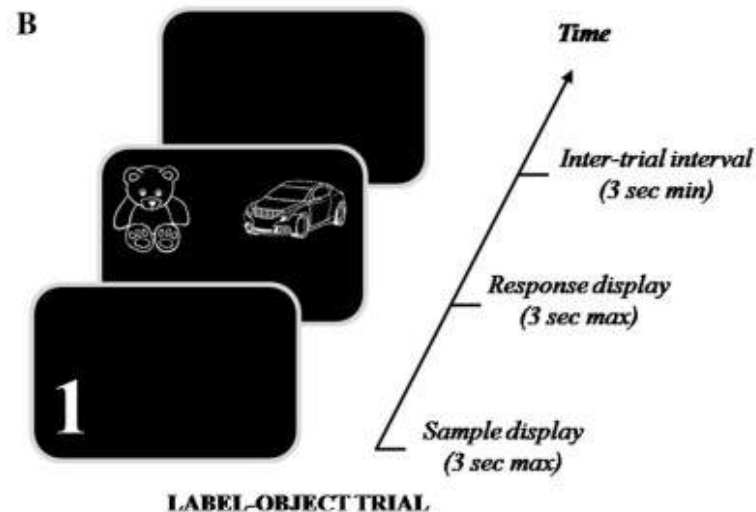
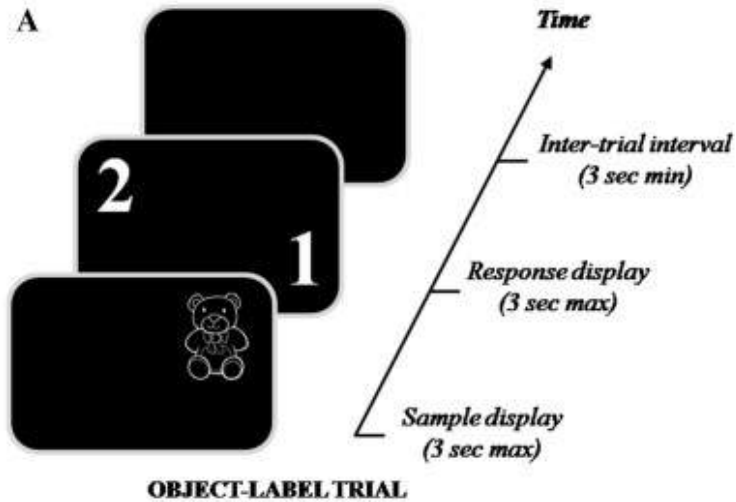
Nouvel ordre

Réapprentissage



L'absence de réversibilité chez le babouin

Medam, T., Marzouki, Y., Montant, M., & Fagot, J. (2016). Categorization does not promote symmetry in Guinea baboons (*Papio papio*). *Animal Cognition*, 19(5), 987–998.



Hypothèse:

Apprendre à catégoriser les images à un niveau abstrait pourrait faciliter la réversibilité.

Ainsi, les auteurs entraînent jusqu'à 60 exemplaires de chaque catégorie, dans un ordre fixe: Objet puis Label.

Seul 1 exemplaire de chaque catégorie est présenté dans l'ordre inverse (label-objet).

Les 59 autres exemplaires sont réservés pour la période de généralisation.

Résultat:

Très faible effet de généralisation: les performances restent autour de 50%.

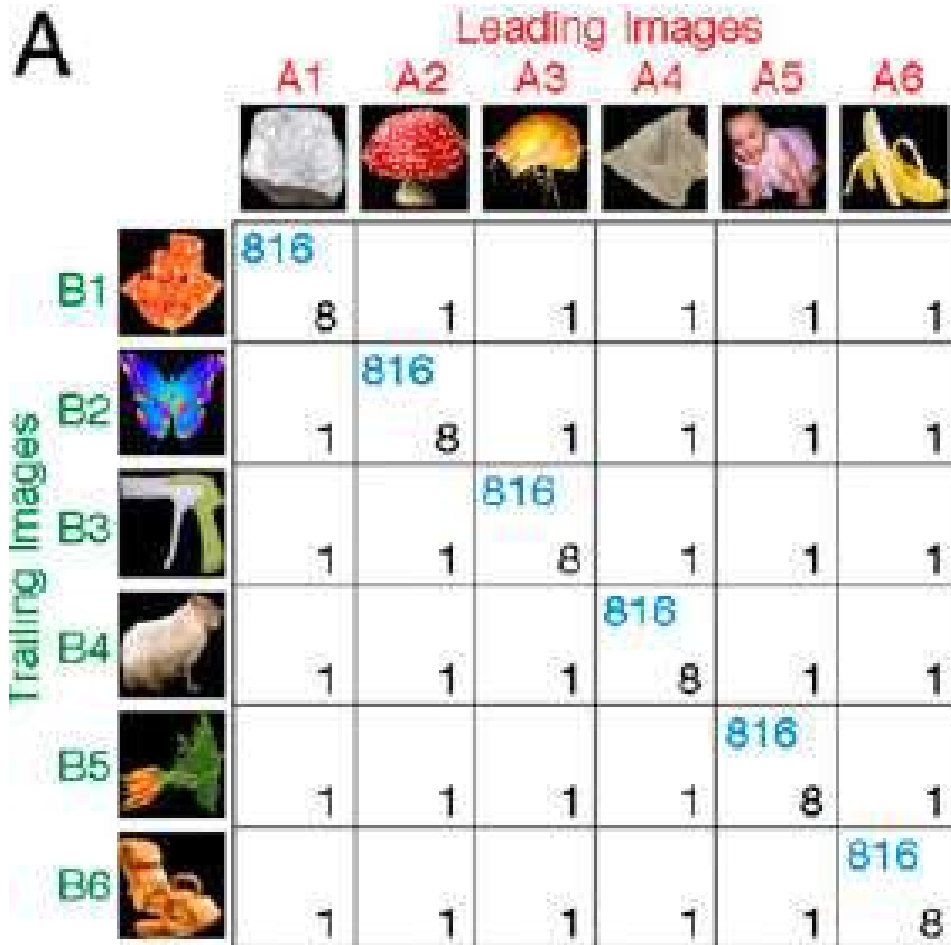
Table 2 Percentages of correct responses obtained for each baboon and for the group, during symmetry testing for each category in Experiment 1

Subject	Bear		Car		Total	
	Mean	P value	Mean	P value	Mean	P value
Arielle	81.36	<0.01	33.90	0.02	57.63	0.12
Atmosphere	69.49	<0.01	33.90	0.02	51.69	0.78
Cauet	62.71	0.07	61.02	0.12	61.86	0.01
Cloclo	40.68	0.19	62.71	0.07	51.69	0.78
Dan	67.80	<0.01	47.46	0.79	57.63	0.12
Dora	61.02	0.12	47.46	0.79	54.24	0.41
Ewine	67.80	<0.01	33.90	0.02	50.85	0.93
Fana	61.02	0.12	50.85	0.02	55.93	0.23
Felipe	54.24	0.60	64.41	0.04	59.32	0.05
Feya	47.46	0.79	64.41	0.04	55.93	0.23
Hermine	47.46	0.79	74.58	<0.01	61.02	0.02
Vivien	44.07	0.43	79.66	<0.01	61.86	0.01
Total	58.76	0.03	54.52	0.34	56.63	0.01

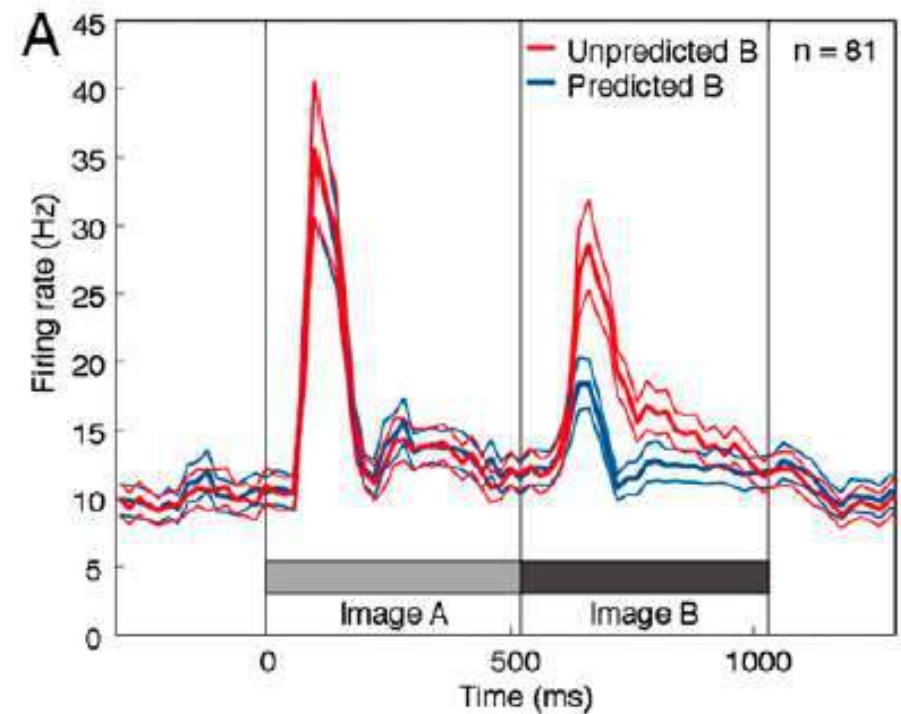
Bold characters indicate significant above-chance performance inferred at the individual level from two-tailed binomial tests ($ps < 0.05$), and at the group level from two-tailed t tests ($ps < 0.05$). This table reports the exact probabilities, except when these probabilities were smaller than 0.01

L'absence de réversibilité au niveau neuronal dans le cortex temporel inférieur

Meyer, T., & Olson, C. R. (2011). Statistical learning of visual transitions in monkey inferotemporal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108(48), 19401-19406.

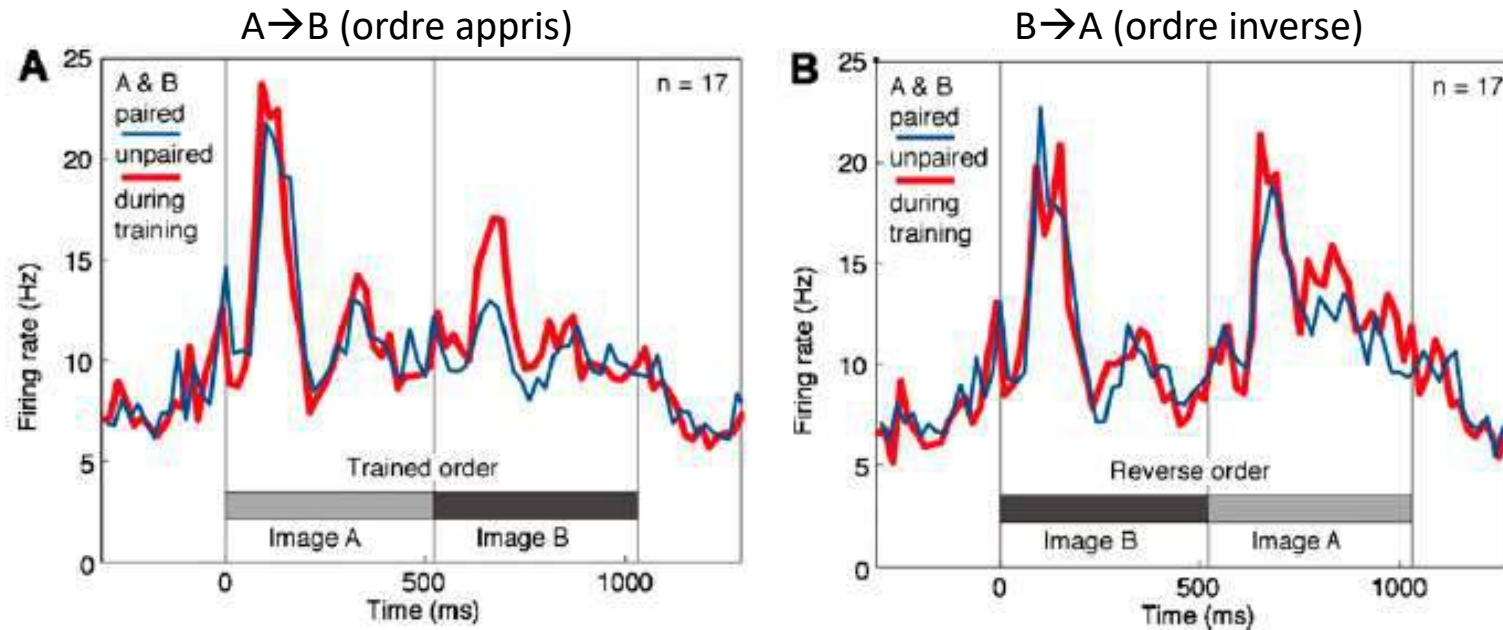


- Fixation passive chez le singe éveillé
- Présentation de paires d'images avec une forte probabilité de transition
- Présence de rares paires dans laquelle cette transition probable est violée.



L'absence de réversibilité au niveau neuronal dans le cortex temporel inférieur

Meyer, T., & Olson, C. R. (2011). Statistical learning of visual transitions in monkey inferotemporal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108(48), 19401-19406.



- L'effet est directionnel: l'image A_n prédit l'image B_n , mais pas l'inverse.

Conclusion: l'adaptation des réponses du cortex inféro-temporal traduit une **anticipation du stimulus à venir**, fondée exclusivement sur la **probabilité de transition**, sans aucune réversibilité.

Conclusion: La nature des signes acquis par les animaux

Deacon, T. (1997). *The symbolic species*. New York: Norton.

Nieder, A. (2009). Prefrontal cortex and the evolution of symbolic reference. *Curr Opin Neurobiol*, 19(1), 99–108.

- Même des espèces dépourvues d'apprentissage vocal peuvent apprendre **des dizaines de signes**.
- Ces signes sont bien plus que des « icônes » : la relation signifiant-signifié est **arbitraire**.
- **S'agit-il d'indices ou de symboles?**
 - Dans le cas des nombres, au moins, on observe une capacité de comparer les symboles entre eux – mais la combinaison de signes (addition) pose déjà de grandes difficultés.
 - **Non-reversibilité**: Incapacité de faire des aller-retours flexibles entre le signifiant et le signifié
 - La semaine prochaine: Les animaux peuvent-ils apprendre à combiner plusieurs symboles dans une phrase, selon une authentique **syntaxe**?

