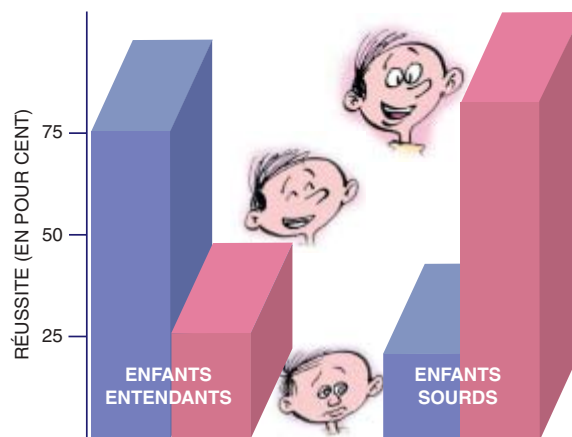


Lors d'un autre type d'études, nous avons proposé les trois épreuves, une fois par mois pendant six mois, à six groupes de 24 enfants dont l'âge moyen variait de six mois en six mois (ils avaient entre trois ans et demi et six ans lors de la première observation). On a confirmé que la première tâche systématiquement réussie est celle de la coordination des points de vue. Par ailleurs, nous retrouvons les deux «chemins de développement». Trois enfants sur quatre maîtrisent les épreuves dans l'ordre : tâche de coordination des points de vue, distinction entre apparence et réalité, puis inférences de fausses croyances, tandis qu'un quart des enfants empruntent le second chemin, réussissant l'épreuve d'inférence de fausses croyances avant celle de distinction entre l'apparence et l'identité réelle d'objets trompeurs.

Enfin, Cyril Courtin, dans notre laboratoire, a comparé des enfants entendants d'une part, et des enfants sourds de deuxième génération, c'est-à-dire dont la langue maternelle est la langue des signes, d'autre part. Il avait postulé que l'exposition précoce à la langue des signes chez les enfants sourds de deuxième génération favorise l'accès à la métareprésentation. En effet, en raison des caractéristiques syntaxiques de la langue des signes, sa pratique constituerait un entraînement précoce et permanent des signeurs aux changements et aux coordinations des perspectives et des points de vue qui semblent nécessaires à la construction et à la manipulation des métareprésentations. Cette hypothèse a été confirmée : les enfants sourds de parents sourds sont plus performants, à âge égal, que les enfants entendants, pour ce qui est de la résolution des tâches d'inférence de fausses croyances.

Toutefois, ces enfants empruntent, pour la plupart, le chemin de développement le moins fréquenté par les enfants entendants, c'est-à-dire qu'ils réussissent d'abord à la tâche de coordination des points de vue, puis à l'inférence des fausses croyances et, enfin, à la distinction entre apparence et réalité. Nous avons ainsi montré que les chemins de développement des enfants sourds qui utilisent la langue des signes et des enfants entendants semblent inversés.



7. LES ENFANTS SOURDS pratiquant la langue des signes (à droite) ne réussissent pas dans le même ordre que les enfants entendants (à gauche) les tests proposés : la majorité d'entre eux réussit d'abord les tests d'inférence de fausses croyances (l'expérience Maxi et le chocolat) (en rose), tandis que les enfants entendants réussissent d'abord les tests de distinction entre apparence et réalité (l'expérience du livre-boîte) (en bleu).

Les chemins du développement

L'ensemble de ces résultats conduit à considérer la coordination des perspectives visuelles comme une première étape de l'accès à la métareprésentation et à s'interroger sur les modalités de généralisation de cet acquis à d'autres contextes où intervient le traitement des croyances.

Sur le premier point, la précocité de l'accès à la métareprésentation dans le cadre de la coordination des perspectives visuelles conduit à penser que ces situations constituent vraisemblablement un contexte limité propice à l'élaboration, par l'enfant, d'hypothèses auxiliaires, dans l'élaboration et l'évolution de sa théorie de l'esprit. Sur le second point, à savoir que la généralisation de la notion de métareprésentation à d'autres domaines du fonctionnement psychologique semble emprunter des chemins de développement variables selon les individus,

il conduit à s'interroger sur le statut des réussites aux différentes épreuves. Il conduit par là même à discuter du choix des situations et des critères à retenir pour évaluer la capacité des jeunes enfants à effectuer un traitement métareprésentationnel des situations qu'ils rencontrent et, pourquoi pas, à reconsidérer le statut de marqueur exclusif couramment accordé à cet égard à l'épreuve d'inférence de fausses croyances.

En résumé, l'hypothèse d'un changement radical dans la conception que se font les enfants de cinq à six ans du fonctionnement mental des êtres humains a constitué, pendant une quinzaine d'années environ, l'épine dorsale d'un extraordinaire foisonnement de recherches menées, en psychologie du développement, sur les théories naïves de l'esprit. Aujourd'hui, le paysage change et de nouvelles questions – interdépendantes – émergent.

Quelle est la séquence développementale au terme de laquelle l'enfant accèderait à la métareprésentation ? Quels rapports entretiennent les deux capacités spécifiquement humaines que sont l'intentionnalité et le langage considéré sous ses divers aspects syntaxique, sémantique et pragmatique ? Quelles sont les conditions susceptibles de faciliter, ou au contraire d'entraver, le traitement métareprésentationnel par les enfants des situations qu'ils rencontrent, qu'il s'agisse de conditions liées aux caractéristiques des individus ou de celles liées aux contextes dans lesquels ils évoluent ? Se pose aussi, et la liste n'est pas close, la question, fort peu étudiée jusqu'à présent, de l'évolution des théories de l'esprit au-delà de l'enfance, chez l'adolescent et l'adulte.

A.M. MELOT est chargée de recherche au CNRS dans l'Équipe développement et fonctionnement cognitifs, GIN-UMR 6095, CNRS-CEA-Universités de Caen et Paris 5.

J. PERNER, *Understanding the representational mind*, MIT Press, 1991.

J. ASTINGTON, *The child's discovery of the mind*, Harvard University Press 1993.

A. GOPNIK, H. WELLMAN, *The «theory» theory*, in *Mapping the mind : Domain spe-*

cificity in cognition and culture, sous la direction de L. Hirschfeld et S. Gelman, pp. 257-293, Cambridge University Press, 1994.

J. FLAVELL, *Cognitive development : Children's knowledge about the mind*, in *Annual Review of Psychology*, vol. 50, pp. 21-45, 1999.

Comment l'esprit vient aux enfants. Le développement d'une théorie de l'esprit, sous la direction de A.M. Melot et J. Nadel, Enfance, n° 3, PUF, 1999.

Jeûner l'estomac plein

MICHEL GAUTHIER-CLERC • YVON LE MAHO • YVES HANDRICH

Le manchot royal conserve de la nourriture dans son estomac pendant l'incubation pour nourrir le poussin à l'éclosion.

Les oiseaux pélagiques, tels les manchots et les albatros, se nourrissent en haute mer. Leurs sites d'alimentation sont situés à plusieurs dizaines, voire plusieurs milliers de kilomètres de leur site de reproduction. Non seulement ces sites sont dispersés, mais les ressources alimentaires y sont parfois faibles ou inexistantes (les quantités de nourriture disponible sur ces sites varient de façon irrégulière et imprévisible). Dans ces conditions, comment les oiseaux font-ils pour rapporter de la nourriture à leur poussin ? Ils la transportent dans leur estomac sur de très longues distances. L'apport de nourriture est donc limité à la fois en fréquence et en volume. Ces contraintes deviennent critiques au moment de l'éclosion, où le poussin doit être rapidement alimenté par ses parents pour survivre.

Dans le cadre d'un programme d'étude de l'écologie des oiseaux pélagiques de l'Institut français pour la recherche et la technologie polaires, nous avons étudié la stratégie qu'adopte le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) pour nourrir le poussin à l'éclosion : les mâles qui couvent leur œuf sont capables de conserver de la nourriture dans leur estomac pendant plusieurs semaines tout en jeûnant, nourriture qu'ils régurgitent pour le poussin si la femelle n'est pas encore revenue de son voyage en mer lors de l'éclosion. Ainsi, l'animal se transforme en garde-manger pour anticiper les conséquences de variations dans les ressources marines.

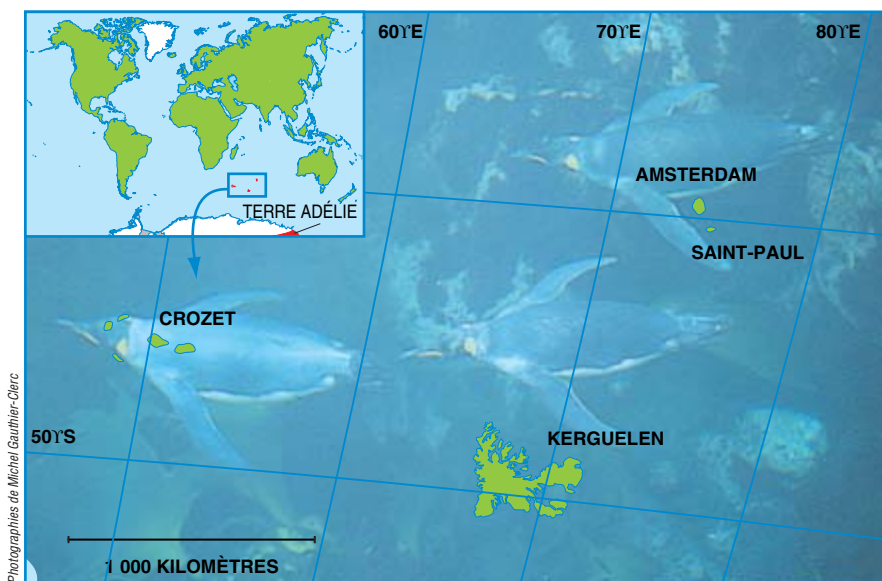
Les manchots sont des oiseaux qui ne volent pas : au cours de leur évolution à partir d'ancêtres volants, ils ont perdu cette capacité, car ils se sont

remarquablement adaptés à la vie marine. Peu habiles sur la terre ferme, les manchots n'y viennent que pour se reproduire ou muer (les manchots changent de plumage tous les ans) et sont alors obligés de jeûner.

Les parents se relaient pour couvrir

On compte 17 espèces de manchots vivant dans l'hémisphère austral (contrairement aux pingouins, qui vivent dans l'hémisphère boréal). Les manchots ont développé une panoplie de stratégies originales pour s'adapter aux contraintes liées à leur environnement et au succès de leur reproduction. Certaines espèces, tels le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) et le manchot royal, jeûnent à terre pendant plusieurs mois, passant d'un état d'obésité à un état de maigreur extrême. En mer, ces deux espèces parcourent des milliers de kilomètres et sont capables de plonger à 300 mètres de profondeur pendant plus de six minutes pour se nourrir, grâce à différents mécanismes physiologiques, tel un abaissement de 20 °C de la température abdominale, qui passe de 38 °C à 18 °C environ, entraînant une réduction de la consommation d'oxygène et donc un prolongement de la durée de la plongée. Le manchot empereur est le seul oiseau qui se reproduit pendant l'hiver antarctique : en se regroupant, les mâles (qui couvent l'œuf pendant toute la durée de l'incubation, contrairement au cas du manchot royal, où les parents se relaient) minimisent leur dépense énergétique.

L'archipel de Crozet est composé de cinq îles isolées au milieu de l'océan Indien, à mi-distance entre les continents



Photographies de Michel Gauthier-Clerc

1. L'ARCHIPEL CROZET abrite la moitié de la population mondiale de manchots royaux.



2. CES MANCHOTS ROYAUX DES ÎLES CROZET reviennent de leur voyage alimentaire en mer. Pendant la période d'incubation de l'œuf, qui dure 54 jours, les parents se relaient : l'un couve l'œuf en vivant sur ses réserves corporelles, tandis que son partenaire entreprend un voyage en mer de deux à trois semaines pour se nourrir. S'il revient pendant les trois semaines qui précèdent l'éclosion, comme celle-ci risque de se produire au cours de son tour d'incubation, il stocke de la nourriture dans son estomac pour le poussin.

africain et antarctique (voir la figure 1). Il abrite environ 25 millions d'oiseaux marins, dont près de la moitié de l'effectif mondial du manchot royal. Les manchots royaux mesurent environ 90 centimètres de hauteur et pèsent quelque 13 kilogrammes à l'âge adulte. Ce sont les plus grands oiseaux pélagiques après les manchots empereurs. Pour se reproduire, les manchots royaux se réunissent en colonies de plusieurs centaines de milliers de couples. Les adultes vivent parfois plus de 20 ans, mais ils ont un faible succès reproducteur : chaque année, seule une minorité de la population parvient à mener à son terme l'élevage du poussin, qui dure dix mois. Au sein d'une même colonie, les pontes ne sont pas synchrones. Elles ont lieu de novembre à février. Les manchots royaux ne construisent pas de nid. Ils couvent leur œuf unique, posé sur leurs pattes et recouvert par la peau du bas de l'abdomen (voir la figure 3). Les deux conjoints se relaient pendant les 54 jours



d'incubation : tandis que l'un couve l'œuf en vivant sur ses réserves corporelles, son partenaire entreprend un voyage en mer de deux à trois semaines pour se nourrir, principalement de poissons de la famille des myctophidés (de petits poissons fluorescents qui vivent en profondeur) et de calmars.

Le bol alimentaire se conserve

Les écophysiologistes ont suivi par satellite les déplacements des manchots royaux lors de leurs voyages alimentaires en mer, grâce à des balises *Argos* collées sur leur dos. Durant l'été austral, pendant les périodes d'incubation et au début de l'élevage du poussin, la plupart des manchots adultes rejoignent le front polaire pour y trouver une nourriture abondante : cette zone océanique, à la limite d'influence des eaux antarctiques, située à 400 ou 500 kilomètres au Sud des colonies de l'archipel Crozet, contient des concentrations élevées en mésoplancton et en poissons myctophidés. Toutefois, d'une année sur l'autre, le front polaire se déplace parfois de plusieurs centaines de kilomètres vers le Sud, faisant varier la durée des séjours en mer des manchots qui s'y rendent. En fonction de cette durée, le parent à terre lors de l'éclosion de l'œuf sera soit le père, soit la mère.

Comment le parent présent conserve-t-il des réserves pour nourrir le poussin au cas où le partenaire ne rentrerait pas à temps ? Pour répondre à cette question, nous avons déterminé le contenu stomacal des manchots royaux à leur retour de mer et à leur départ de la colonie durant toute la période d'incubation, dans une colonie de l'île de la Possession, dans

l'archipel Crozet (voir la figure 4). Lors des premiers jeûnes d'incubation, où l'adulte n'a aucune chance d'assister à l'éclosion, son estomac est vide, hormis quelques cailloux et becs de calmars. En revanche, lorsque l'œuf risque d'éclore ou qu'il vient d'éclore, l'adulte a l'estomac plein de nourriture qu'il a ramenée de son voyage en mer. C'est le cas des mâles qui reviennent à terre trois semaines environ avant l'éclosion. Les femelles, elles, ne reviennent généralement que quelques jours avant l'éclosion (voir le cas A de la figure 4). L'éclosion pouvant avoir lieu avant la fin de leur tour d'incubation, les mâles conservent de la nourriture dans leur estomac sans la digérer tout en jeûnant. Ainsi, ils peuvent nourrir le poussin au cas où la femelle ne reviendrait pas de son séjour alimentaire en mer avant l'éclosion (en général, elle revient avant, de sorte que peu de mâles utilisent la nourriture stockée). Le bol alimentaire, composé de poisson sous la forme d'une pâte et d'organes entiers de calmars, se conserve pendant plusieurs semaines dans l'estomac des mâles : la digestion est ralentie, mais ne s'arrête pas complètement, comme en témoignent les transformations biochimiques du bol alimentaire, telle la diminution de la concentration totale en lipides. Ce bol alimentaire ne subit pas de fermentation bactérienne.

Les mâles qui arrivent entre trois semaines et dix jours avant l'éclosion stockent environ 200 grammes de nourriture, bien que leur estomac puisse en contenir plusieurs kilogrammes. C'est probablement après s'être alimenté pour se reconstituer trois à quatre kilogrammes de graisse, qu'ils ingurgitent ces 200 grammes sans les digérer. Cette quantité suffit à assurer la survie du poussin pendant dix jours. Lorsque le mâle revient à la colonie quelques jours avant l'éclosion (voir le cas c de la figure 4), il stocke environ 600 grammes, car il devra nourrir le poussin une à plusieurs semaines après l'éclosion. La quantité de nourriture qu'il rapporte est ajustée en fonction du délai qui reste avant l'éclosion et des besoins alimentaires du poussin après l'éclosion. Cette observation suggère l'existence d'une horloge interne chez l'adulte.

L'estomac du manchot royal assure deux fonctions distinctes : une fonction de digestion lors de l'assimilation de la nourriture en mer et une fonction de stockage lors de l'incubation à terre, ce qui suppose une grande flexibilité



3. LES MANCHOTS COUVENT LEUR ŒUF UNIQUE posé sur leurs pattes et protégé par la peau du bas de leur abdomen.

des mécanismes digestifs. Aujourd'hui, avec nos collègues strasbourgeois, nous essayons d'élucider les mécanismes physiologiques et biochimiques impliqués dans l'arrêt de la digestion et la conservation de la nourriture sans fermentation dans l'estomac du manchot royal (dont la température interne est de l'ordre de 38 °C).

Le stockage implique une fermeture du pylore (qui fait communiquer l'estomac avec le duodénum), laquelle évite l'évacuation du bol alimentaire vers les intestins. On sait que le manchot du Cap (*Spheniscus demersus*) retarde cette évacuation, mais de 24 heures seulement.

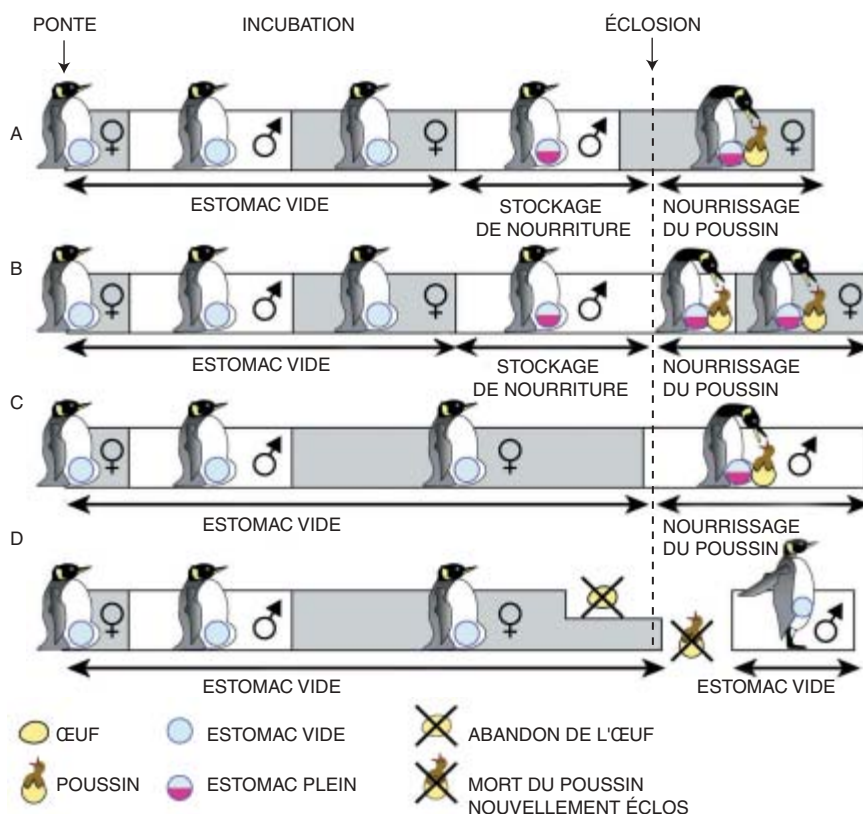
Chez le manchot royal, la diminution de la concentration totale en lipides pourrait provenir d'une « fuite » par le pylore ou de leur dégradation par des bactéries. En cas de démixtion des phases aqueuses et lipidiques, la hauteur du pylore par rapport à l'estomac favoriserait la fuite des huiles surnageant au dessus de la phase aqueuse.

Chez une espèce de grenouille australienne récemment disparue (*Rheobatrachus silus*), la digestion s'arrêtait aussi de façon prolongée pendant la reproduction. Les œufs et les têtards se développaient dans l'estomac de la femelle, en produisant des hormones inhibitrices des sécrétions acides de la muqueuse gastrique. Une inhibition hormonale comparable existe-t-elle chez le manchot royal? La muqueuse gastrique produit-elle des peptides, qui, comme ceux que fabrique la peau des grenouilles ou la muqueuse intestinale des mammifères, inhibent certaines sécrétions, bloquent l'activité d'enzymes ou jouent un rôle antimicrobien?

Une stratégie originale

Lors de l'élevage du poussin chez le manchot de Magellan (*Spheniscus magellanicus*), l'acidité du contenu stomacal diminue pendant les douze heures qui précèdent le retour à la colonie. Une telle variation chez le manchot royal ralentirait l'activité des enzymes gastriques, ce qui aurait pour effet de préserver le bol alimentaire dans un état non digéré jusqu'à l'éclosion du poussin.

La stratégie de stockage de nourriture dans l'estomac du manchot royal diffère des stratégies connues chez d'autres espèces : beaucoup réduisent la durée des voyages en mer à la fin de la période d'incubation, ce qui augmente les chances que le poussin soit rapidement nourri. Le manchot Adé-



4. LE CONTENU DE L'ESTOMAC DES MANCHOTS royaux en période d'incubation, à leur retour de mer et à leur départ, a été étudié par les auteurs et révèle que le stockage de nourriture dépend du délai restant avant l'éclosion. Les parents se relaient pour couvrir : pendant que l'un reste à terre, l'autre part pour un voyage en mer dont la durée varie, de sorte que plusieurs cas se présentent. La femelle revient en général quelques jours avant l'éclosion (A) : c'est elle qui nourrit le poussin, et la nourriture stockée par le mâle n'est pas nécessaire. Quand l'éclosion a lieu avant le retour de la femelle (B), le poussin est nourri par le mâle, qui régurgite le contenu de son estomac : dès son retour, la mère nourrit le poussin, et le père retourne pêcher pour s'alimenter. Quand le mâle arrive juste avant ou juste après l'éclosion (C), il rapporte trois fois plus de nourriture que n'en contenait son estomac dans les cas envisagés en A et B. Quand le mâle ne revient pas à temps (D), la femelle abandonne son œuf si elle n'a plus de réserves corporelles (dans le cas représenté en D, elle en a moins qu'en C) ou attend l'éclosion, mais, son estomac étant vide, le poussin meurt de faim. Si le mâle revient bien après l'éclosion, son estomac est vide : son horloge interne semble lui indiquer qu'il n'aura plus de poussin à nourrir.

lie (*Pygoscelis Adeliae*) réduit la durée de son dernier voyage alimentaire en mer pour que son retour coïncide avec la date d'éclosion. Chez le manchot empereur, l'espèce la plus proche phylogénétiquement du manchot royal, les femelles reviennent de mer en moyenne dix jours après l'éclosion, alors que le mâle jeûne depuis plus de trois mois. Conserver de la nourriture dans l'estomac pendant si longtemps étant probablement impossible, le mâle produit un liquide d'aspect laiteux et très riche en énergie dont il nourrit le poussin en attendant le retour de la femelle, grâce à des cellules sécrétrices situées dans l'œsophage. Chez les pétrels et les albatros, les adultes nourrissent leur poussin à l'aide d'huiles composées principalement de triglycérides et de cires. Ces huiles ont une valeur énergétique très élevée et proviennent d'une digestion sélective des proies. L'eau et les protéines sont évacuées dans les intestins, tandis que les lipides sont

accumulés dans l'estomac sous forme d'huiles. Le stockage par le manchot royal mâle d'une quantité de nourriture ajustée aux besoins du poussin et préservée pendant plusieurs semaines constitue un remarquable exemple d'optimisation du succès reproducteur d'un animal en fonction de ses contraintes environnementales.

Michel GAUTHIER-CLERC, Yvon LE MAHO, Yves HANDRICH sont écophysiologistes au Centre d'écologie et de physiologie énergétiques du CNRS, à Strasbourg.

M. GAUTHIER-CLERC, Y. LE MAHO, Y. CLERQUIN, S. DRAULT et Y. HANDRICH, *Penguin fathers preserve food for their chicks*, in *Nature*, 21 décembre 2000.

C.-A. BOST et al., *Foraging Habitat and Food intake of Satellite-Tracked King Penguins during the Austral summer at Crozet Archipelago*, in *Marine Ecology Progress Series*, vol. 150, pp. 21-33, 1997.

