

Apprentissage de l'utilisation d'outils chez le bébé animal et humain : facteurs héréditaires, influences sociales et environnementales

Lauriane RAT-FISCHER

Chercheur post - doctoral à l'Institute for Advanced Study in Toulouse (IAST)

Résumé

L'utilisation d'outils de façon flexible et variée est une capacité avancée qui est présente à la fois chez l'humain et chez l'animal, dont certaines espèces de primates et d'oiseaux. Cependant, la façon dont se développe cette capacité chez des organismes aussi différents reste très mal connue. Chaque organisme développe cette compétence sur la base de facteurs héréditaires ou pré-programmés indépendants de l'expérience individuelle, ainsi que sur des capacités qui se développent en fonction de l'apprentissage et de l'expérience. Au cours de la dernière décennie, quelques études développementales ont tenté d'établir les bases de cet apprentissage, aussi bien chez le bébé humain que chez le jeune animal. Dans cet article, je recense l'ensemble des données existantes dans la littérature développementale et dans mes propres travaux, concernant les facteurs héréditaires, sociaux et ceux liés à l'expérience avec l'environnement. Je propose, en outre, un ensemble de méthodes expérimentales et de perspectives qui pourraient servir de base à des recherches futures.

Mots-clés

Utilisation d'outils, Résolution de problèmes, Développement comparatif, Apprentissage, Bébés

Developmental learning of tool use in human and animal babies: inherited, social and environmental influences

Abstract

Flexible tool use is an advanced skill present in both humans and several non-human animals such as some primate and bird species, but very little is known about how it develops in these disparate organisms. Each system needs to develop this competence by a combination of heritable or pre-designed traits that do not only depend on experience, and abilities that advance as a function of learning and experience. Over the last decade, a few developmental studies have started addressing this issue, both in human infants and infants of non-human species. Here, I review the available data from both the developmental literature and some of my own work that address the inherited, experience-based and social factors influencing the emergence of tool use in several species. I further suggest experimental methods and perspectives that may serve as a basis for future research.

Keywords

Tool use, Problem-solving, Comparative development, Learning, Babies

Introduction

L'utilisation d'outils est généralement définie comme la capacité à employer un objet détaché de l'environnement de façon à modifier avec

efficacité la forme, la position ou l'état d'un autre objet, d'un autre organisme, ou de l'utilisateur lui-même (Beck, 1980). L'utilisation d'outils a été observée dans de nombreux groupes d'animaux

tels que les primates, les oiseaux mais aussi les mammifères ou les insectes (**Figure 1** ; voir également Bentley-Condit & Smith, 2010 pour une description exhaustive de l'utilisation d'outils chez l'animal). La plupart des espèces utilisent des outils dans un contexte d'extraction de nourriture, mais ce comportement est généralement peu flexible ou accidentel et nous apporte peu d'éléments quant à la valeur adaptative et les mécanismes cognitifs de l'utilisation d'outils (Meulman, Seed & Byrne, 2013). En revanche, plusieurs espèces, dont l'humain ainsi que certains primates non humains et certaines espèces d'oiseaux, sont connues pour utiliser des outils de façon flexible, routinière et variée (« *habitual tool use* »). Cette capacité est particulièrement intéressante lorsque l'on cherche à comprendre les aspects cognitifs qui sous-tendent l'utilisation d'outils. Pourtant, malgré de nombreuses études sur le sujet, les processus d'apprentissage de l'utilisation d'outils, ainsi que l'origine des différences au sein d'une espèce et entre différentes espèces, restent très peu connus (Keen, 2011 ; Meulman, Seed & Mann, 2013). Quel est le rôle de l'expérience dans l'émergence de l'utilisation d'outils chez l'humain et d'autres animaux ? Pourquoi certaines espèces développent-elles la capacité à utiliser des outils tandis que d'autres espèces proches, et qui savent résoudre des problèmes similaires, n'apprennent-elles jamais à utiliser des outils ? Au cours de la dernière décennie, quelques études développementales ont tenté de répondre à ces questions, à la fois chez le bébé humain et animal. Plusieurs facteurs ont été proposés pour expliquer l'émergence des comportements d'utilisation d'outils, en particulier des capacités de raisonnement avancé, une forte tendance à explorer et manipuler des objets, ainsi que la capacité d'apprendre par observation au sein d'un environnement social. La résolution de problème par l'utilisation flexible d'outils implique manifestement d'être capable de raisonner de façon poussée par le biais de capacités cognitives telles que le raisonnement causal, l'insight (c'est-à-dire la découverte soudaine de la solution à un problème sans passer par une phase d'essais-erreurs), l'inhibition d'actions préprogrammées, et la capacité à planifier une ou plusieurs actions en avance (Hansell & Ruxton 2008 ; Vaesen, 2012). Cependant, aucune étude

à l'heure actuelle ne permet de montrer que les animaux utilisateurs d'outils sont meilleurs que les non utilisateurs d'outils pour résoudre des problèmes qui n'impliquent pas d'utiliser des outils (voir Bird & Emery, 2009 ; Seed & Byrne, 2010 ; Teschke et al, 2013 pour des revues de littérature sur le sujet ; et Auersperg et al, 2011 pour une démonstration expérimentale). Par ailleurs, très peu d'études développementales ont mis en évidence un lien direct entre la maturation des fonctions cognitives et l'émergence de l'utilisation d'outils, même chez le très jeune enfant humain. Par conséquent, cet article ne traitera pas des relations entre l'émergence de l'utilisation d'outils et la maturation des capacités cognitives avancées, mais s'intéressera plutôt aux données de la littérature développementale qui traitent des facteurs héréditaires, liés à l'expérience et à l'apprentissage social, qui sont susceptibles d'influencer l'émergence de l'utilisation flexible d'outils chez différentes espèces. La section 1 décrit brièvement les facteurs génétiques susceptibles d'être à l'origine des comportements d'utilisation d'outils. La section 2 souligne les principaux changements de comportements de manipulation d'objets au cours du développement, et plus particulièrement du comportement de combinaison d'objets, qui est considéré comme un des précurseurs de l'utilisation d'outils. La section 3 porte sur l'influence de l'environnement social sur l'apprentissage de l'utilisation d'outils. Chaque section comporte des données développementales qui illustrent l'émergence de l'utilisation d'outils à la fois chez le bébé humain et le bébé animal, en particulier les primates et les oiseaux.

1. L'utilisation d'outils est-elle innée ?

De nombreux facteurs héréditaires ou innés peuvent être à l'origine de comportements complexes tels que l'utilisation d'outils (Shumaker et al, 2011). Dans une étude développementale sur les corbeaux de Nouvelle-Calédonie (« corbeaux de NC » ci-après dans le texte ; voir **figure 1 gauche**, **figure 2 droite**), une espèce d'oiseaux connue pour être un utilisateur d'outils compétent aussi bien dans la nature qu'en captivité, quatre bébés ont été élevés en captivité par des expérimentateurs humains. Au cours des premières semaines d'élevage, deux d'entre eux ont été exposés



Figure 1. Gauche : Corbeau de Nouvelle-Calédonie utilisant une petite branche pour récupérer des vers cachés au creux d'un tronc d'arbre mort (Crédit Photo : Michael Sibley, Université d'Auckland) **Droite** : Gorille utilisant une branche pour tester la profondeur d'un cours d'eau (Crédit Photo : Breuer et al., *Plos Biology*, 2005).

régulièrement à des démonstrations de l'utilisation de brindilles pour extraire de la nourriture de fissures naturellement présentes dans leur environnement. Les deux autres bébés, qui avaient également accès à ces fissures et ces brindilles sans jamais être exposés à des démonstrations, ont développé des comportements d'utilisation d'outils au même âge que les bébés à qui l'on avait montré comment utiliser les brindilles (Kenward et al, 2006). Ainsi, les démonstrations ne semblent pas être un facteur essentiel à l'émergence de l'utilisation d'outils chez cette espèce, bien que l'influence sociale aura un impact sur la performance liée à l'utilisation d'outils un peu plus tard au cours du développement (voir section 2). L'utilisation d'outils semble donc, chez cette espèce, basée sur des caractéristiques héréditaires qui mèneront progressivement au développement de cette capacité. De plus, tous les bébés corbeaux de cette étude ont d'abord réalisé des manipulations et des combinaisons d'objets en l'absence de but particulier (c-à-d en dehors du contexte d'utilisation d'outils). Par exemple, le comportement de « proto-probing », qui consiste en l'insertion de brindilles dans des trous et interstices présents dans l'environnement, s'est développé de la même façon chez tous les bébés corbeaux sans que les démonstrations aient une influence sur la présence de ce comportement. Sur la base de ces observations, les auteurs ont conclu que ces comportements précurseurs sont de nature stéréotypée et héréditaire, et se développent de manière qualitativement similaire chez tous les individus de cette espèce. Une autre expérience sur les pinsons pics (*Camarhynchus*

pallidus), une autre espèce d'oiseaux utilisatrice d'outils, a établi des conclusions similaires : la présence ou non d'oiseaux adultes utilisant des outils n'avait aucun effet sur l'âge auquel les bébés pinsons commençaient à utiliser des outils de façon efficace (Tebbich et al, 2001). De même, les jeunes pinsons réalisaient de nombreux comportements précurseurs de l'utilisation d'outils avant même de réussir à en utiliser dans un contexte de nourriture. Curieusement, les auteurs ont également montré que chez cette espèce, certains adultes n'utilisaient jamais d'outils et n'étaient pas non plus capables d'apprendre ce comportement après observation d'autres individus utilisant des outils. Les auteurs en ont conclu que la capacité à utiliser des outils chez les pinsons pics dépend probablement d'une période critique relativement tôt au cours du développement, pendant laquelle les pinsons peuvent apprendre à utiliser des outils par essais-erreurs. Une fois cette période critique dépassée, les oiseaux qui n'ont pas acquis l'utilisation d'outils pourraient ne plus être capables d'apprendre ce comportement, que ce soit de façon individuelle ou par apprentissage social. Ces deux études développementales suggèrent que l'émergence de l'utilisation d'outils chez ces deux espèces ne dépend pas ou peu de l'aspect social, mais plutôt d'un mélange de facteurs héréditaires et liés à l'expérience individuelle avec l'environnement, ce qui rejoint l'idée de Shettleworth (1998) selon laquelle aucun comportement ne peut provenir exclusivement de composants appris ou innés. Les deux sections suivantes explorent les rôles

des facteurs liés à l'environnement physique et social sur le développement de l'utilisation d'outils.

2. Grandir dans un environnement physique

Du point de vue de la théorie « perception-action », l'utilisation d'outils est le produit cumulatif d'un processus développemental continu qui débute, chez le bébé, avec les premiers comportements d'explorations jusqu'aux manipulations de plus en plus complexes et les comportements de résolution de problèmes (Lockman, 2000 ; Gibson & Pick, 2000). Sur la base de leur expérience quotidienne, les bébés développent continuellement leurs compétences et leur dextérité manuelle. Ils découvrent progressivement les propriétés des objets jusqu'à être capables de percevoir leurs « affordances », un terme introduit par James Gibson (1966, 1979) pour définir les possibilités d'actions relatives aux objets, surfaces, personnes ou tout autre facteur présent dans l'environnement. Ainsi, si l'on se réfère à la perspective « perception-action », l'étude de l'émergence de l'utilisation d'outils devrait commencer dès le plus jeune âge au cours du développement, afin de pouvoir évaluer de façon continue le développement des habiletés perceptuelles et motrices du bébé, depuis les plus simples manipulations d'objets jusqu'aux premières utilisations d'outils (Guerin et al, 2013). Par exemple, l'étude continue de la façon dont le bébé frappe des objets contre diverses surfaces au cours du développement devrait permettre d'obtenir des informations significatives sur la façon dont les bébés apprennent les fonctions que peuvent avoir certains objets, comme le martèlement (Kahrs et al, 2012 ; Greif & Needham, 2011 ; Lockman, 2000). Les comportements de manipulations complexes, tels que la combinaison de plusieurs objets entre eux ou avec des surfaces, ont déjà été identifiés comme un possible précurseur de l'utilisation d'outils. Vauclair and Bard (1983) ont par exemple observé que les bébés humains réalisaient des actions de manipulation d'objets plus complexes (comme l'exploration bimanuelle, l'exploration d'objets que l'on maintient dans sa main, la combinaison d'objets entre eux) que les jeunes chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les bonobos (*Pan paniscus*), qui sont considérés comme des utilisateurs d'outils moins flexibles que l'humain. Globalement, la trajectoire développementale des combinaisons d'objets est similaire

chez le bébé babouin (*Papio cynocephalus anubis*) et le bébé humain, depuis les premières combinaisons d'objets jusqu'aux insertions d'objets dans des récipients et l'utilisation de récipients pour boire (Westergaard, 1992 ; 1993). Une étude longitudinale portant sur la manipulation d'objets chez trois bébés chimpanzés a également montré que les premiers comportements d'utilisation d'outils apparaissaient approximativement vers l'âge d'un an et 9 mois, c'est-à-dire quatre mois après une hausse significative des comportements de combinaisons d'objets entre eux (Hayaishi & Matsuzawa, 2003). D'autres observations longitudinales chez le capucin brun (*Sapajus apella*), un utilisateur d'outils aussi compétent en captivité (Fragaszy & Adam-Curtis, 1991) que dans la nature (de Resende et al, 2008), ont montré que les bébés passent par une longue période d'exploration des textures et des objets, de la plus simple forme de manipulation d'objets, au frottement et au martèlement, jusqu'à l'insertion et la combinaison d'objets contre des surfaces. C'est seulement après cette période relativement longue que les bébés capucins apprennent à utiliser des objets pour casser des noix afin de se nourrir. De façon similaire, les bébés corbeaux de NC commencent par explorer et combiner les objets présents autour d'eux (tels que des brindilles ou des cailloux) contre des substrats dès qu'ils ont quitté le nid, vers l'âge de 6 semaines après leur éclosion (voir **Figure 2**).

Le nombre de comportements de combinaisons d'objets augmente progressivement durant les semaines qui suivent, jusqu'au moment où les corbeaux commencent à utiliser des brindilles pour récupérer de la nourriture dans des fissures (Kenward et al, 2006). Il est intéressant de noter que l'exploration complexe d'objets n'est pas uniquement l'apanage des espèces utilisatrices d'outils. Par exemple, les bébés Grands Corbeaux (*Corvus corax*), une espèce d'oiseaux qui n'est pas connue pour utiliser des outils, passent autant de temps que les bébés corbeaux de NC à manipuler et combiner des objets dès la sortie du nid. Cependant, une étude comparative a mis en évidence une différence significative dans la persistance de ces comportements de combinaisons : leur nombre décroît rapidement au cours des six premières semaines jusqu'à disparaître complètement, contrairement aux corbeaux de NC (voir **figure 2 gauche**).



Figure 2. Gauche : Développement des actions de combinaisons d'objets chez quatre bébés corbeaux de NC (ligne continue) et douze bébés Grands Corbeaux (ligne pointillée) ; adapté de Kenward et al (2011). **Droite :** jeune corbeau de NC explorant spontanément une brindille avec son bec tout en le maintenant avec sa patte. Pendant la longue période juvénile d'environ 2 ans, les jeunes corbeaux de NC passent beaucoup de temps à explorer leur environnement tout en portant une brindille dans leur bec, combinant parfois cette brindille avec diverses surfaces. Ce type de comportements, spécifique à l'espèce, a été proposé comme un précurseur de l'acquisition des comportements d'utilisations d'outils. Crédit photo : L. Rat-Fischer.

Comparer les trajectoires développementales des espèces utilisatrices d'outils avec celles des espèces qui n'en utilisent pas, mais qui sont proches phylogénétiquement et qui ont un système social et cognitif similaire, est une approche fondamentale pour mieux comprendre les schémas développementaux de l'utilisation d'outils. Cependant, ne s'intéresser qu'aux comportements d'utilisations d'outils pourrait entraîner un risque de sous-estimer les capacités des espèces non utilisatrices d'outils. Idéalement, on mesurera donc les différences et les similitudes très tôt au cours du développement, jusqu'à l'émergence des comportements d'utilisation d'outils. En parallèle, seront étudiés d'autres comportements de résolution de problèmes n'impliquant pas l'utilisation d'outils mais comportant une difficulté similaire (par exemple, comportant un nombre similaire d'actions à effectuer pour résoudre la tâche, un but similaire, un taux de difficulté proche, etc). Dans une étude pionnière, nous avons comparé le développement de bébés de deux espèces proches de corvidés (le corbeau de NC, utilisateur d'outils, et le choucas des

« Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle chez ces organismes disparates, les premières combinaisons d'objets au cours du développement soutiennent l'émergence de la capacité à utiliser des outils. »

tours (*Corvus monedula*), espèce non-utilisatrice d'outils) ainsi qu'une espèce utilisatrice d'outils mais lointaine phylogénétiquement (bébés humains ; Rat-Fischer et al, *en préparation*). Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle chez ces organismes disparates, les premières combinaisons d'objets au cours du développement soutiennent l'émergence de la capacité à utiliser des outils. Une série de tâches de résolution de problèmes a été spécialement conçue pour présenter différents niveaux de difficulté, le but principal étant d'extraire une récompense avec un outil vs. sans outil, avec la présence d'un ou plusieurs objets, et impliquant des choix ou la planification de plusieurs actions à l'avance (voir **Figure 3** pour une illustration d'une tâche d'utilisation d'outils et d'une tâche sans utilisation d'outils chez les trois espèces testées).

Dans une étude pilote chez des bébés humains de plusieurs groupes d'âges et des corbeaux de NC et choucas adultes, nous avons d'abord vérifié que chacune de ces espèces était capable de



Figure 3. Illustration des tâches du râteau et de l'ouverture de boîte, extraites de la série de tâches de résolution de problèmes. (a) Jeune corbeau de NC utilisant un râteau pour récupérer une récompense sous forme de nourriture hors d'une boîte. (b) Bébé de 21 mois essayant de récupérer un jouet avec la main gauche tout en tenant le râteau dans sa main droite. (c) Le même bébé retirant un verrou bloquant le couvercle d'une boîte avant de réussir à soulever le couvercle pour récupérer un jouet. (d) Choucas adulte retirant le même verrou avant de réussir à ouvrir la boîte. Crédits photos : L. Rat-Fischer.

résoudre cette série de tâches, afin d'en vérifier la pertinence pour des espèces aussi différentes que l'humain et les corbeaux. Dans l'étude finale, les bébés de chaque espèce étaient également exposés à une séance de jeux avec une sélection d'objets (**Figure 4**), certains bébés étant exposés à des démonstrations de combinaisons d'objets par un expérimentateur humain (groupe « Comb »), tandis que les autres bébés recevaient des démonstrations de simples manipulations d'objets sans combinaisons (groupe « NoComb »). La nature de ces démonstrations n'a cependant pas eu d'effet sur les comportements de combinaisons pendant les sessions de jeu chez les bébés choucas non utilisateurs d'outils. Conformément à notre hypothèse de départ concernant cette espèce non utilisatrice d'outils, nous n'avons pas observé de différence de performance dans la

série de tâches entre les groupes « Comb » et « NoComb » : aucun des bébés choucas n'a été capable de résoudre des tâches incluant des outils, tandis que certains des individus de chaque groupe ont réussi à résoudre des problèmes n'impliquant pas d'utiliser un outil. Chez les bébés corbeaux de NC, les comparaisons n'ont pas encore pu être effectuées dû à une taille d'échantillon trop réduite pour le moment. Cependant, des observations préliminaires ont déjà permis de montrer des différences importantes dans le nombre de combinaisons spontanées effectuées par les bébés corbeaux de NC et les choucas, en lien avec les différences déjà observées entre les jeunes corbeaux de NC et les jeunes Grands Corbeaux (Kenward et al, 2011). Chez le bébé humain, l'effet des démonstrations pendant les sessions de jeu est confondu avec des différences



Figure 4. Bébé choucas (**gauche**) et bébé de 18 mois (**droite**) jouant avec le même set d'objets utilisé pour cette étude, composé d'items en bois et en plastique. Crédits photos : L. Rat-Fischer.

pré-existantes entre les bébés dans la quantité et la nature des actions de combinaisons d'objets, même au sein du plus jeune groupe d'âge de 15 mois. Cette limite d'âge basse de 15 mois a été délimitée d'après la littérature indiquant que les bébés n'utilisent généralement pas d'outils dans un contexte de résolution de problème avant l'âge de 18 mois (Fagard et al, 2014). Cependant, les bébés commençant généralement à combiner des objets plus tôt au cours de la première année de vie, il serait intéressant de répliquer cette étude sur une base longitudinale et avec des bébés plus jeunes.

Pour conclure, les mécanismes d'apprentissage basés sur l'expérience de l'utilisation d'outils restent encore très peu connus, bien que certaines études récentes aient commencé à apporter des éléments de réponse quant aux relations entre l'expérience de manipulation d'objets complexes et le développement de l'utilisation d'outils. Par ailleurs, plusieurs chercheurs ont insisté sur le fait que l'expérience de manipulation, bien que souvent considérée comme un élément essentiel à l'émergence de l'utilisation d'outils (voir Keen, 2011 pour une revue détaillée du développement de l'utilisation d'outils chez le bébé humain, en particulier de la cuillère pour se nourrir), n'est pas forcément l'unique facteur en jeu. Comme mentionné dans la section précédente, Kenward et al (2006) ont également observé un effet des démonstrations sociales chez les bébés corbeaux de NC, qui avaient une tendance plus élevée à réaliser des actions de combinaisons après démonstration que les bébés qui n'ont pas été exposés à ces démonstrations. Dans leur étude sur l'émergence du comportement de cassage de noix

chez les jeunes capucins, de Resende et al, (2008) ont noté que les bébés singes passaient de plus en plus de temps au cours du développement à observer d'autres individus plus âgés et plus expérimentés pendant qu'ils cassaient des noix avec des objets, leur offrant ainsi davantage d'opportunités d'apprendre ce comportement par observation. Cet aspect social est présenté dans la section suivante.

3. Grandir dans un environnement social

Toutes les espèces mentionnées jusqu'à présent ont un point commun : la présence d'un système social complexe. Les primates humains et non humains ainsi que les oiseaux vivent en groupes sociaux variant de par leur taille et leur structure hiérarchique, qui leur offrent de nombreuses et fréquentes opportunités d'observations de manipulations et autres comportements chez d'autres congénères. On sait que chez l'humain, le bébé développe la capacité à utiliser des outils vers la fin de la seconde année de vie (Rat-Fischer et al, 2012). Cependant, les bébés sont également capables d'apprendre à utiliser des outils dès 18 mois si on leur montre explicitement leur utilisation (Rat-Fischer et al, 2012 ; Esseily et al, 2010). Dans certaines circonstances, les bébés peuvent également apprendre à un plus jeune âge si l'on ajoute des gestes spécifiques ou une composante émotionnelle aux démonstrations de l'utilisation d'outils (Esseily et al, 2013 ; Esseily et al, 2015). De même lorsque les bébés sont exposés à un certain nombre de démonstrations sur plusieurs semaines, sans pour autant être autorisés à manipuler eux-mêmes l'outil avant d'être testés (Somogyi et al,

2015). L'influence sociale joue probablement un rôle important dans la propagation de l'utilisation d'outils chez de nombreuses espèces, cependant différents mécanismes d'apprentissage sont impliqués selon l'espèce. Au plus haut niveau d'influence sociale, l'utilisation d'outils peut être apprise par *réel* apprentissage par observation, c'est-à-dire par l'apprentissage d'un comportement nouveau dans le répertoire de l'individu par l'observation d'un autre individu réalisant ce comportement, que ce soit pour lui-même, ou pour enseigner. Ce mécanisme d'apprentissage par observation comporte plusieurs degrés de complexité. Par exemple, les bébés humains âgés de deux ans sont capables d'imiter l'action d'utiliser un outil significativement plus souvent que d'imiter le but de cette action (ce que l'on appelle couramment « réelle imitation »), tandis que les bébés chimpanzés vont plus souvent reproduire le but de l'action plutôt que l'action en elle-même (autrement appelé « émulation », Nagell et al, 1993). En reproduisant l'action du démonstrateur (par exemple utiliser un râteau pour récupérer un objet hors de portée), un individu est plus à même de découvrir les affordances de l'outil qu'en reproduisant uniquement le but de l'action (par exemple récupérer un objet hors de portée par n'importe quel moyen). À un niveau plus bas d'influence sociale, l'observation d'autres individus occupés à réaliser une action avec un outil peut simplement agir en qualité de facilitateur social plutôt que de réelle instruction, dans le sens où cette action peut attirer l'attention de l'observateur sur l'objet à utiliser en tant qu'outil, et potentiellement pousser l'observateur à manipuler cet objet en particulier, le menant éventuellement à découvrir l'action d'utilisation d'outils par essais-erreurs. Dans le cas des bébés capucins observant des individus plus expérimentés cassant des noix, l'amélioration de l'apprentissage en contexte social peut être expliqué soit par apprentissage par observation *réel* (c'est-à-dire en observant des congénères réaliser l'action et en essayant directement de reproduire cette action), soit plus simplement par ce qu'on appelle « local enhancement », c'est-à-dire par la facilitation du repérage de l'outil en association avec les noix, et le recyclage de cet outil une fois que l'individu expérimenté est parti (de Resende et al, 2008). De façon similaire, les bébés corbeaux de NC suivent leurs parents constamment,

ce qui leur donne de multiples occasions de les observer en train d'utiliser des outils dans les lieux où se trouve de la nourriture, et de manipuler/réutiliser les outils délaissés par leurs parents à ces endroits en particulier. Cette facilitation sociale pourrait être l'explication la plus simple de l'influence sociale sur l'utilisation d'outils observée dans la nature (Holzhaider et al, 2010).

Il est difficile d'évaluer précisément l'impact de l'aspect social sur l'apprentissage individuel de l'utilisation d'outils, non seulement chez l'animal non humain (Meulman et al, 2013) mais aussi chez l'humain. Le bébé a en effet de multiples occasions d'observer d'autres individus utiliser des outils au quotidien, de la plus simple utilisation de couverts lors des repas, de balais pour le ménage, jusqu'à l'utilisation d'outils pour rapprocher des objets hors de portée. Ainsi, il est extrêmement difficile de déterminer si l'apprentissage par observation est une condition *sine qua non* pour l'émergence de l'utilisation d'outils chez l'humain, ou s'il est seulement un facilitateur. Les primates non-humains aussi se livrent à différentes formes de transmission socio-culturelle, mais de façon plus limitée en comparaison à l'humain. Une autre différence sociale entre l'humain et les primates au cours du développement est que les bébés humains et adultes communiquent énormément pendant les événements de jeux et d'exploration, tandis que les chimpanzés adultes n'interviennent généralement pas lors des explorations de leurs bébés (Bard & Vauclair, 1984). L'enseignement direct est également relativement rare chez l'animal non humain (voir cependant Humle et al, 2009 ; et Boesch, 1991, pour des observations d'apprentissage par la mère chez de jeunes chimpanzés, par exemple pour des actions de pêche de fourmis et de cassage de noix). Ces différences socio-culturelles entre humains et animaux non humains ont été proposées pour expliquer l'importante variabilité et la complexité de l'utilisation d'outils chez l'humain en comparaison à l'utilisation d'outils chez l'animal non humain (e.g. Vaesen, 2012 ; Vauclair, 1993).

Conclusions

Jusqu'à présent, seules quelques études ont permis de décrire l'émergence d'une utilisation flexible d'outils chez l'humain, les primates non

humains et quelques espèces d'oiseaux utilisatrices d'outils, mais la plupart de ces études ne porte que sur une seule espèce et une seule tâche, tout en n'apportant que des éléments très descriptifs de ces comportements. En revanche, les sources de différences inter-espèces et inter-individuelles, ainsi que le rôle exact de l'expérience sur le développement de la capacité à utiliser des outils restent très mal connus. On ne peut également que spéculer sur les raisons pour lesquelles certaines espèces développent des comportements d'utilisation d'outils tandis que d'autres espèces très proches et avec des capacités similaires en matière de résolution de problèmes n'utilisent jamais d'outils, ou comment l'expérience avec les objets façonne la capacité à les utiliser comme des outils. Par ailleurs, mieux connaître les relations entre les facteurs héréditaires, ceux liés à l'expérience individuelle et à l'expérience sociale intervenant dans ces processus d'apprentissage pourraient avoir un impact considérable dans la recherche future sur l'humain. Dans la plupart des organismes, les comportements complexes tels que celui de l'utilisation d'outils se développent chez chaque individu par l'interaction entre un savoir-faire pré-programmé et le déploiement du processus de développement et d'apprentissage dans un environnement physique et social. Déchiffrer de tels processus nécessite inévitablement des comparaisons inter-espèces, sur une base longitudinale depuis la naissance jusqu'aux premières utilisations d'outils, entre individus et groupes expérimentaux, et entre systèmes biologiques et artificiels. Une approche récente et pertinente pour l'enrichissement de ce domaine de recherche est la collaboration avec des roboticiens développementalistes, qui tentent de reproduire dans leurs modèles artificiels les compétences comportementales observées chez les organismes vivants. Tandis que ces roboticiens trouvent leurs inspirations et défis dans les travaux réalisés en cognition comparée et en développement chez des organismes vivants, nous pouvons en retour extraire des informations cruciales des solutions algorithmiques qu'ils implémentent dans leurs systèmes artificiels (Chappell & Sloman, 2007). Le champ de recherche en robotique développementale crée un lien entre deux communautés de recherches : ceux qui étudient l'apprentissage et le développement chez l'humain, et ceux qui conçoivent des processus

comparables sur des systèmes artificiels. Relier les disciplines de la robotique, de la biologie et de la psychologie développementale est à la fois un défi considérable et une excellente opportunité d'approfondir la connaissance sur la façon dont l'humain et d'autres organismes vivants apprennent de nouvelles capacités complexes telles que l'utilisation d'outils et la capacité plus générale de résolution de problèmes.

Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen pour le financement de mes recherches de post-doctorat. Je remercie le Prof. Alex Kacelnik pour son soutien enthousiaste et ses discussions scientifiques inspirantes. Je remercie également Dr. Auguste von Bayern et l'équipe de l'Avian Cognition Research Station au Max Planck Institute for Ornithology (Allemagne), ainsi que le Prof. Kim Plunkett et l'équipe du BabyLab à l'Université d'Oxford (Royaume-Uni). Enfin, je remercie Dr. Jacqueline Fagard et Berenika Mioduszewska pour leurs commentaires sur une version antérieure de cet article.

Bibliographie

- Auersperg, A.M.I., von Bayern, A.M.P., Gajdon, G.K., Huber, L. & Kacelnik, A. (2011). Flexibility in problem-solving and tool use of Kea and New Caledonian crows in a multi-access box paradigm. *PLOS One* e20231
- Bard, K.A., & Vauclair, J. (1984). The communicative context of object manipulation in ape and human adult-infant pairs. *Journal of Human Evolution*, 13(2), 181-190.
- Beck, B.B. (1980). *Animal tool behavior*. New York: Garland.
- Bentley-Condit, V., Smith, E.O. (2010). Animal tool use: Current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 147, 185-221.
- Bird, C.D., & Emery, N.J. (2009). Insightful problem solving and creative tool modification by captive non tool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(25), 10370-10375.
- Boesch C. (1991). Teaching among wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41, 530-532.
- Chappell, J. & Sloman, A. (2007). Natural and artificial meta-configured altricial information-processing systems. *International Journal of Unconventional Computing*, 3, 211-239.

- Deak, G.O. (2014). Development of Adaptive Tool-Use in Early Childhood: Sensorimotor, Social, and Conceptual Factors. *Advances in Child Development and Behavior*, 46, 149–181.
- de Resende, B.D., Ottoni, E.B., Fragaszy, D.M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a perception–action perspective. *Developmental Science*, 11, 828–840.
- Esseily, R., Nadel, J., & Fagard, J. (2010). Object retrieval through observational learning in 8- to 18-month-old infants. *Infant Behavior & Development*, 33(4), 695-699.
- Esseily, R., Rat-Fischer, L., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2013). Understanding the Experimenter's Intention Enables 16-month-olds to Successfully Perform a Novel Tool Use Action. *Cognitive Development*, 28(1), 1-9.
- Esseily, R., Rat-Fischer, L., Somogyi, E., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2015). Humor production may enhance observational learning of a new tool use action in 18-month-old infants. *Cognition and Emotion*, 30(4), 817-825.
- Fagard, J., Rat-Fischer, L., & O'Regan, J.K. (2014). The emergence of use of a rake-like tool: a longitudinal study in human infants. *Frontiers in Psychology*, doi: 10.3389/fpsyg.2014.00491
- Fragaszy, D.M., & Adam-Curtis, L.E. (1991). Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 4, 387-397.
- Gibson, E.J. & Pick, A.D. (2000). *An Ecological Approach to Perceptual Learning and Development*. Oxford University Press, New York.
- Gibson, J.J. (1966). *The senses considered as perceptual systems*. Boston: Houghton-Mifflin.
- Gibson, J.J. (1979). *The ecological approach to perception*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Greif, M.L., & Needham, A. (2011). The development of human tool use in early life. In McCormack, T. (Ed.). *Tool use and causal cognition*, (pp. 51-68). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Guerin, F., Krüger, N., & Kraft, D. (2013). A Survey of the Ontogeny of Tool Use: From Sensorimotor Experience to Planning. *IEEE T. Autonomous Mental Development*, 5(1), 18-45.
- Hansell, M., & Ruxton, G.D. (2008). Setting tool use within the context of animal construction behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 887, 73-78.
- Hayashi, M. & Matsuzawa, T. (2003). Cognitive development in object manipulation by infant chimpanzees. *Animal Cognition*, 6, 225-233.
- Holzhaider, J.C., Hunt, G.R., Gray, R.D. (2010). The development of Pandanus tool manufacture in wild New Caledonian crows. *Behaviour*, 147, 553–586.
- Humle, T., Snowdon, C.T., Matsuzawa, T. (2009). Social influences on ant-dipping acquisition in the wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of Bossou, Guinea, West Africa. *Animal Cognition*, 12, 37–48.
- Kahrs, B.A., Jung, W.P., & Lockman, J.J. (2012). What is the role of infant banging in the development of tool use. *Experimental Brain Research*, 218, 315-320.
- Keen, R. (2011). The development of problem solving in young children: a critical cognitive skill. *Annual Review of Psychology*, 62, 1-21.
- Kenward, B., Rutz, C., Weir, A.A.S & Kacelnik, A. (2006). Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influence. *Animal Behaviour*, 72, 1329-1343.
- Kenward, B., Schloegl, C., Rutz, C. Weir, A.S., Bugnyar, T. & Kacelnik, A. (2011). On the evolutionary and ontogenetic origins of tool-oriented behavior in New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(4), 870-877.
- Lockman, J.J. (2000). A perception-action perspective on tool use development. *Child Development*, 71(1), 137-144.
- Meulman, E.J.M., Seed, A.M., & Mann, J. (2013). If at first you don't succeed... studies of ontogeny shed light on the cognitive demands of habitual tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, 20130050.
- Nagell, K., Olguin, R.S., and Tomasello, M. (1993). Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 174-186.

- Rat-Fischer, L., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2012). The Emergence of tool use during the second year of life. *Journal of Experimental Child Psychology*, *113*(3), 440-446.

- Rat-Fischer, L., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2014). Comparison of active and purely visual performance in a multiple-string means-end task in infants. *Cognition*, *133*(1), 304-316.

- Rat-Fischer, L., von Bayern, A.M.P., Mioduszevska, B., Plunkett, K., & Kacelnik, A. Physical intelligence: a comparison of problem-solving behaviours and manipulation abilities in corvids and human infants. *In preparation*.

- Seed, A.M., & Byrne, R.W. (2010). Animal tool use. *Current Biology*, *20*, 1032-1039.

- Shettleworth, S. (1998). *Cognition, evolution, and behavior*. New York: Oxford University Press.

- Shumaker, R.W., Walkup, K.R. & Beck, B.B. (2011). *Animal tool behavior*. The Johns Hopkins University Press.

- Somogyi, E., Ara, C., Gianni, E., Rat-Fischer, L., Fattori, P., O'Regan, J.K., Fagard, J. (2015). The Roles of Observation and Manipulation in Learning to Use a Tool. *Cognitive Development*, *35*, 186-200.

- Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B. & Blomqvist, D. (2001). Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*, 2189e2193.

- Teschke, I., Wascher, C.A.F., Scriba, M.F., von Bayern, A.M.P., Huml, V., Siemers, B., Tebbich, S. (2013). Did tool-use evolve with enhanced physical cognitive abilities? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*, 20120418.

- Vaesen, K. (2012). The cognitive bases of human tool use. *Behavioral and Brain Sciences*, *35*(4), 203-218.

- Vauclair, J. & Bard, K.A. (1983). Development of manipulations with objects in ape and human infants. *Journal of Human Evolution*, *12*, 631-645.

- Vauclair, J. (1993). Tool use, hand cooperation and the development of object manipulation in human and non-human primates. In A. Kalverboer, B. Hopkins & R.H. Geuze (Eds.), *Motor development in early and later childhood: Longi-*

tudinal approaches (pp. 205- 216). Cambridge: Cambridge University Press.

- Westergaard, G.C. (1992). Object manipulation and the use of tools by infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *Journal of Comparative Psychology*, *106*, 398-403.

- Westergaard, G.C. (1993). Development of combinatorial manipulation in infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *Journal of Comparative Psychology*, *107*, 34-38.

Introduction

Tool use is commonly defined as the ability to employ an object detached from the environment to alter the form, position, or condition of another object, another organism, or the user itself (Beck, 1980). Tool use has been observed in a wide variety of animal groups such as primates, birds but also mammals or insects (**Figure 1**; see also Bentley-Condit & Smith, 2010 for an extensive catalogue). Most species use tools in a food extraction context, but their behaviour is relatively inflexible or incidental and provide us with little insight on the adaptive value and cognitive mechanisms of tool use (Meulman, Seed & Byrne, 2013). In contrast, several species including humans, some non-human primates and birds have been reported to use tools in a flexible and routine manner («habitual tool use»), which is of interest when trying to elucidate the cognition underlying tool use. Surprisingly, despite numerous research focusing on flexible tool use in humans and non-human animals, the developmental processes leading to the emergence of tool use in a given species and the sources of within- and between-species differences remain poorly understood (Keen, 2011; Meulman, Seed & Mann, 2013). What is the role of experience in the emergence of tool use in humans and other animals? Why do some species develop tool-use behaviours whereas closely related species with similar problem-solving abilities never use external objects to perform tool-related actions? In the last decade, a few developmental studies have started to address these issues, both in human and animal babies. Several traits have been proposed as likely to be involved in the emergence of tool-use behaviours, in particular the role of advanced reasoning, a high tendency to manipulate objects and the ability to learn by observation in a social environment. The flexible use of tools



Figure 1. **Left:** New Caledonian crow using a twig-tool to retrieve food from inside a dead tree (Photo Credit: Michael Sibley, University of Auckland); **Right:** Gorilla using a branch to test depth of water (Photo Credit: Breuer et al., *PLOS Biology*, 2005).

to solve physical problems clearly implies advanced reasoning capacities such as causal reasoning, insight, inhibition of prepotent actions and action planning (Hansell & Ruxton 2008; Vaesen, 2012). However, there is no particular evidence that tool-using animals express better performances than closely related non-tool-using species in non-tool-using tasks that also involve a high level of reasoning (see Bird & Emery, 2009; Seed & Byrne, 2010; Teschke et al, 2013 for reviews; and Auersperg et al, 2011 for an experimental test). Furthermore, very few developmental studies have been able to establish a direct link between the maturation of cognitive capacities and the emergence of tool-use capacities, even in very young human babies. Therefore, the current review does not address the relations between the emergence of tool use and the maturation of advanced cognitive skills but focuses instead on available data from the developmental literature that address the inherited, experience-based and social factors influencing the emergence of flexible tool use in different species. Section 1 briefly addresses the genetic causes of variation on the development of tool use. Section 2 outlines gross changes in object manipulation skills during the development, including the emergence of combinatorial actions, considered as behavioural precursors of later tool use. Section 3 examines how the social environment contributes to the developmental learning of tool use. In each section I will consider relevant data that support the ontogeny of tool use both in human and non-human babies, in particular primates and birds.

1. Is tool use innate?

A variety of inherited or innate factors can underlie a complex behaviour such as tool use (Shumaker et al, 2011). In a developmental study on New Caledonian crows («NC crows» hereafter; *Corvus moneduloides*, see **Figure 1 left** and **Figure 2 right**), a bird species known to be a proficient tool user in the wild and in captivity, four captive-bred juveniles were raised by human fosters, half of them being regularly shown how to use twigs to extract food from holes over their first weeks of development. The other half had the same access to holes and twigs, but was never shown how to use them, and yet developed tool-use behaviours at the same developmental period as individuals who had had demonstrations (Kenward et al, 2006). Hence, the social demonstration was not an essential factor for tool-use emergence in this species, although social input did have a later impact on tool-related performance. Tool-use behaviours in this species thus seem to be based on inherited traits that leads to the later development of this capacity. Furthermore, all individuals performed object manipulation action patterns with no direct functions that resembled components of the mature behaviour. For example, the «protoprobing» behaviour, consisting of inserting twigs into crevices and holes naturally present in the substrate, developed in a predictable manner in all juvenile birds without the need to be shaped by successful food extractions. Based on these observations, the authors stressed the stereotyped and inherited nature of these behavioural precursors that developed in a qualitatively similar way in all individuals.

A previous experiment in woodpecker finches (*Camarhynchus pallidus*), another proficient tool-using bird species, has drawn similar conclusions: the presence of adult birds demonstrating tool use for retrieving food made no significant difference to the time that juveniles took to start using tools successfully (Tebich et al, 2001). Juvenile finches also went through a number of tool-oriented precursors behaviours before successfully using tools. Interestingly, the authors found that not all adult finches were able to use tools, and that these individuals would also not learn to use tools by observing other tool-using individuals. The authors concluded that the expression of tool-use behaviours in woodpecker finches is likely to depend on a trial-and-error learning occurring during a sensitive phase early in development. Once this sensitive phase is over, the birds may not be able anymore to acquire tool-related behaviours, neither individually nor socially. These developmental studies both suggest that the emergence of tool-oriented behaviours does not depend on socially learned components in these species, but is intertwined between inherited factors and experienced-based factors, following Shettleworth's (1998) idea that no behaviour has exclusively learned or innate components. The two following sections explore the roles of social and physical environmental factors in the development of tool-use behaviours.

2. Growing up in a physical environment

According to the perception-action perspective on the development of tool use in infancy, tool use is the cumulative product of a continuous developmental process that runs from early exploratory behaviours in infancy to more complex manipulations and problem-solving behaviours (Lockman, 2000; Gibson & Pick, 2000). On the basis of their everyday life experiences, infants keep developing their manual skills and dexterity, and gradually learn about object properties and perceive their «affordances», a term introduced by James Gibson (1966, 1979) to cover the possibilities for physical actions related to objects, surfaces, persons or anything else in the environment. Following the perception-action view, the study of the emergence of tool use should start at a very early stage during development, to allow for the continuous evaluation of

babies' perceptual and motor skills from simple object manipulations until the beginning of tool use (Guerin et al, 2013). As an example, the study of infants' patterns of banging objects on surfaces should provide meaningful information on the way infants learn about the possible functions of objects, such as hammering (Kahrs et al, 2012; Greif & Needham, 2011; Lockman, 2000). The expression of complex manipulatory behaviours such as combining objects with each other or with the substrate has already been pointed out as a possible precursor of tool use. For example, Vauclair and Bard (1983) reported that human infants perform more complex manipulatory behaviours (such as bimanual explorations, exploring objects while holding them, combining objects together) than young chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*), which are less flexible tool users even though they are able to develop tool-oriented behaviours. The developmental trajectory of combinatorial manipulations in infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*) seem to follow the development of analogous abilities in human infants, from the first combinations of objects to insertions of objects into containers and the use of containers for drinking (Westergaard, 1992; 1993). A longitudinal study on object manipulation in three infant chimpanzees showed that the first tool-use behaviours appeared at approximately 1 year and 9 months of age, four months after a dramatic increase in object-object combinatorial behaviours (Hayashi & Matsuzawa, 2003). Longitudinal observations of the proficient tool-using capuchin monkeys (*Sapajus apella*) both in captivity (Fragaszy & Adam-Curtis, 1991) and in the wild (de Resende et al, 2008) have shown that juveniles undergo a long period of object and substrate exploration, going from simple manipulations of objects, to rubbing and hitting, to inserting and hitting them against substrates; before they eventually learn to use objects to crack nuts for self-feeding. Similarly, NC crows start to explore and combine available objects such as sticks with the substrate soon after leaving the nest (at about 6 weeks after hatching, see **Figure 2**).

The amount of combinatorial behaviours keeps increasing during the following weeks, until crows start to use the sticks as tools to retrieve food from crevices (Kenward et al, 2006). Interestingly, complex object explorations are also



Figure 2. Left: The development of precursor combinations in four NC crows (line) and twelve common ravens (dashed line); adapted from Kenward et al (2011). **Right:** Baby NC crow spontaneously exploring a stick with her beak while holding it with the foot. During their long juvenile period of about 2 years, young NC crows are often seen exploring their surroundings while holding a thin stick in their beak, sometimes combining the stick with the substrate. These kinds of species-specific typical behaviours are suggested as precursors for the acquisition of later tool-oriented behaviours. Photo credit: L. Rat-Fischer.

performed by non-tool-using species. For instance, common ravens (*Corvus corax*), a bird species that do not routinely use tools, spend as much time in object manipulations and combinations at the early stages of development as do NC crows. However, a comparative study showed a significant difference in the persistence of combinatorial behaviours: their amount significantly decreased and almost disappeared across development in common ravens, contrary to the NC crows (**Figure 2 left**).

Comparing the developmental trajectories of habitual tool-using species with those of species that do not use tools but are phylogenetically close and share common social and cognitive grounds is a fundamental approach for a better understanding of the developmental patterns specific to tool use. However, strictly focussing on the development of tool-oriented behaviours might lead to underestimating the capacities of non-tool-using species. Hence, an ideal scenario will measure parallels and differences from close after birth until the emergence of tool-oriented behaviours along with other problem-solving behaviours that do not require the use of tools, but are of similar

« We tested the hypothesis that in these disparate organisms, experience with the combination of objects causally supports the emergence of tool-using competence. »

difficulty (e.g. same number of actions needed to solve the task, same goal, similar level of dexterity, etc). In a pioneer study, we started to address this issue by comparing babies of two closely related crow species (the tool-using NC crows and the non tool-using jackdaws, *Corvus monedula*) and one distantly related tool-using species (human babies; Rat-Fischer et al, *in prep*). We tested the hypothesis that in these disparate organisms,

experience with the combination of objects causally supports the emergence of tool-using competence. A battery of problem-solving tasks was specially designed to represent different categories of difficulty, including tool vs. non-tool dependent extractions, single vs.

multiple objects, and choice vs. sequential-planning problems (see **Figure 3** for an illustration of a tool-using and a non-tool-using tasks with examples from the three species tested).

In a pilot study, we tested each task on adult NC crows, jackdaws and human babies to assess the suitability of the battery of tasks to test species as different as humans and corvids. In the final study, babies of all species were also exposed

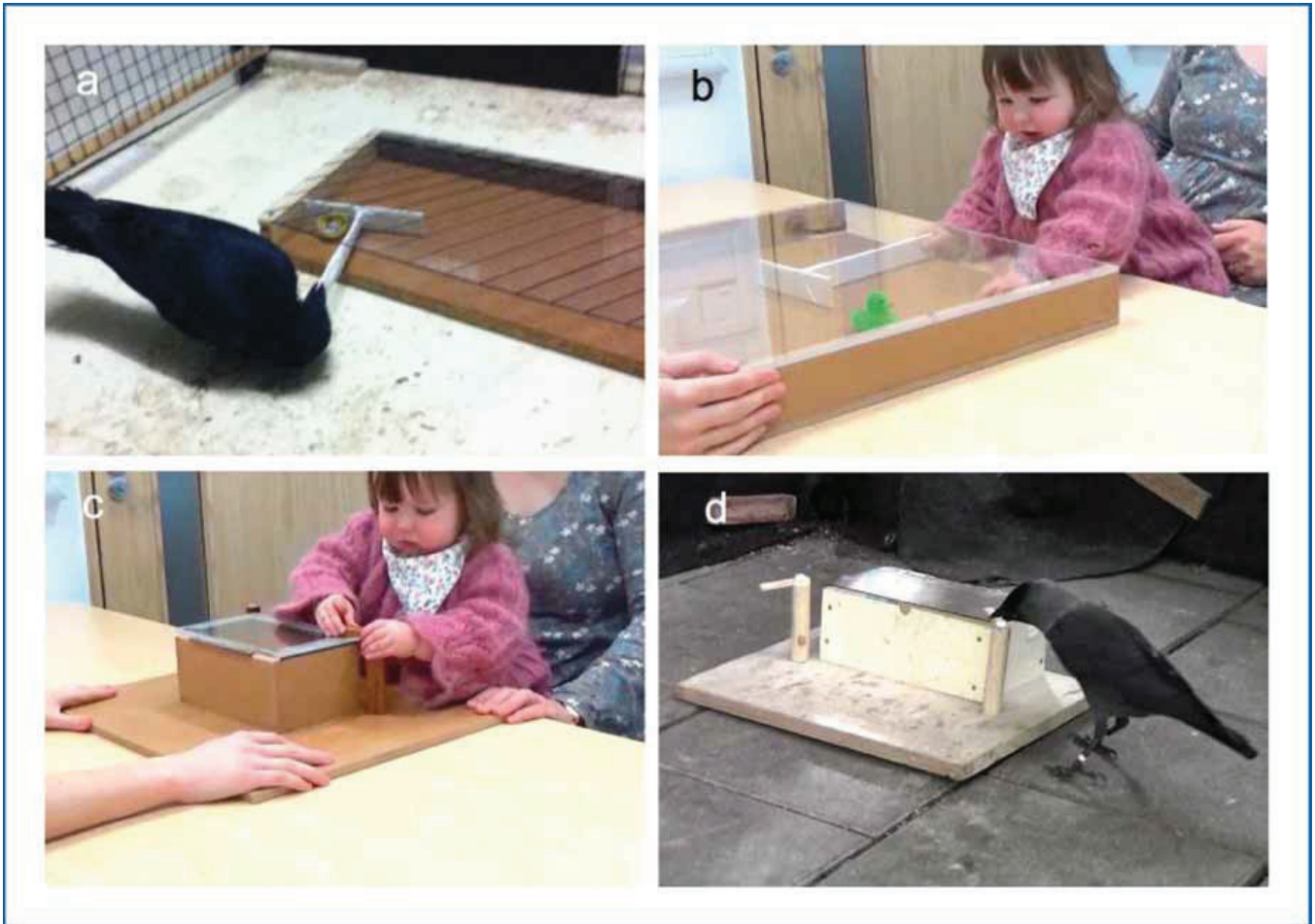


Figure 3. Illustration of the rake- and the box-opening tasks from the battery of problem-solving tasks. (a) Juvenile NC crow using a rake to retrieve a food reward from a box. (b) 21-month-old infant trying to retrieve a toy with the left hand while holding the rake in the other hand. (c) The same infant removing a blocking element from the lid of the box before successfully opening it and retrieving the reward. (d) Adult jackdaw removing the same blocking element before successfully opening the box. Photo credits: L. Rat-Fischer

during play sessions to a selected mixture of objects (**Figure 4**), and some were exposed to additional demonstrations of object combinations («Comb» group) by a human experimenter whereas others received demonstrations with single objects manipulations («NoComb» group). We found no effect of demonstrations on the combinatorial behaviours during play sessions in babies of the non-tool-using jackdaws. Along with our hypothesis, we found no difference of performance in the battery of tasks between the «Comb» and the «NoComb» groups: none of the baby jackdaws was able to solve any problem involving the use of tools, while some individuals in each demonstration group were able to solve problems that did not require the use of tools. The group comparison inside the tool-using NC crows could not be conducted at this stage due to a

relatively small sample size. However, preliminary observations already confirmed strong differences in the spontaneous amount of combinatorial actions between baby NC crows and jackdaws, similarly to the difference observed between young NC crows and ravens (Kenward et al, 2011).

In human babies, the effect of demonstrations during the play session was mixed with already pre-existing differences in the quantitative and qualitative patterns of combinatorial actions between groups, even in the younger age group of 15 months. This lower age boundary of 15 months was chosen because babies do not usually start using tools in a problem-solving context before 18 months (Fagard et al, 2014). However, since babies usually start to combine objects much earlier during the first year of life,

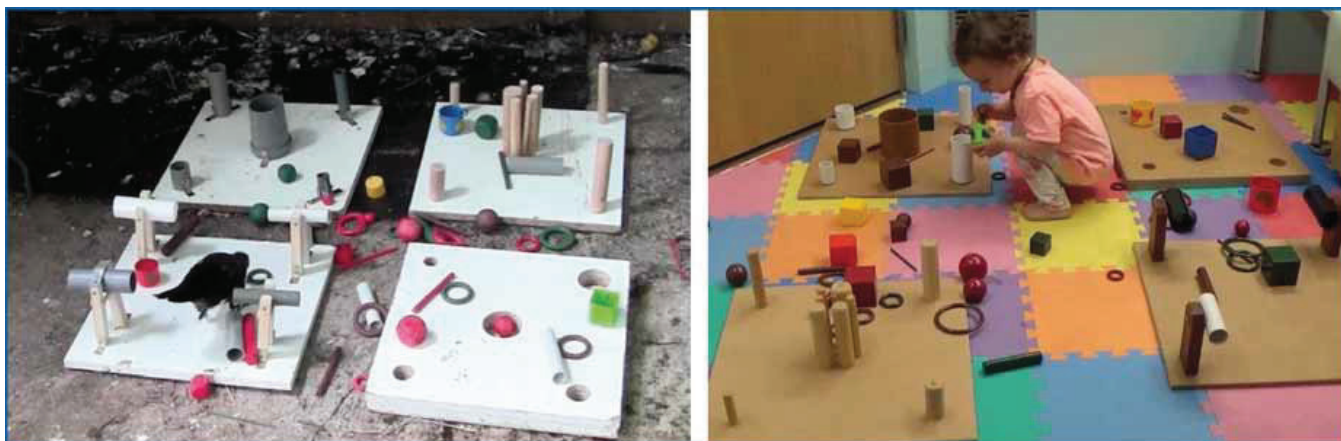


Figure 4. Baby jackdaw (**left**) and 18-month-old infant (**right**) playing with a similar object play set consisting of wooden and plastic items. Photo credits: L. Rat-Fischer

it would be worth replicating this experiment on a longitudinal basis with younger babies.

To sum up, the mechanisms of experience-based learning of tool use are not fully known yet but recent studies have started to shed light on the relations between complex manipulatory experience with objects and the development of tool use. Furthermore, several authors have emphasised that manipulatory experience, although being acknowledged as an essential factor in the onset of tool use (e.g. Keen, 2011 for an extensive review of the development of tool use in human babies, in particular with spoons for self-feeding), is not necessarily the only element in play. As mentioned in the previous section, Kenward et al (2006) observed an effect of social tool-use demonstrations in baby NC crows, which were more prone to perform precursor combinatorial actions than juveniles who did not receive such exposure. De Resende et al (2008), in their study on the ontogeny of nut-cracking in young capuchins, observed that juvenile monkeys started to spend more time as they grew older watching skilled individuals performing nut-cracking, giving them opportunities to learn the behaviour socially, as discussed in the section below.

3. Growing up in a social environment

A common characteristic shared by all the species mentioned so far is the complexity of their social systems. Both human and non-human primates and birds live in social groups that vary in sizes and hierarchical structures, where they have numerous opportunities to watch manipulations and behaviours performed by

other conspecifics. In humans, infants typically develop the ability to use tools by the end of the second year of life (Rat-Fischer et al, 2012), but are able to use tools at 18 months of age if they have been explicitly demonstrated the target action (Rat-Fischer et al, 2012; Esseily et al, 2010). In certain circumstances, infants can even learn by observation at a younger age when specific gestural or emotional cues are added to the demonstration (Esseily et al, 2013; Esseily et al, 2015) or when they are repeatedly exposed to a certain amount of demonstrations over several weeks while not being allowed to manipulate the tool themselves before being tested (Somogyi et al, 2015). Social influence is likely to play an important role in the propagation of tool use in many species, even though through different mechanisms. On a higher level mechanism, tool use can be learned by true observational learning, corresponding to the learning of a behaviour that is novel in the individual's repertoire by observing another agent performing the behaviour, either for itself, or for teaching purposes. This mechanism of observational learning involves different levels of complexity. For instance, two-year-old human infants were reported to imitate the action of a tool-use demonstration significantly more than its goal (referred as «true imitation»), whereas young chimpanzees are more likely to reproduce the result than the action itself (often referred as «emulation», Nagell et al, 1993). By reproducing the demonstrator's action (e.g. using a rake to retrieve an object), an individual is more likely to discover the affordance of the tool than when by only trying to reproduce the goal (e.g. retrieving

an object by any means). On a lower level mechanisms of social influence, observing others performing a tool action might act as a social facilitator rather than as an instruction, as it may simply cue the observer toward particular objects in a definite location, thus potentially leading the observer to manipulate these objects together and discover the tool action by trial-and-error manipulations. In the case of the juvenile capuchin monkeys watching skilled individuals cracking nuts, the improved learning may be explained by true observational learning (watching the other performing the nut-cracking action and directly trying to replicate the action) but it could as well be simply explained by «local enhancement», namely by finding food and tools in association, and recycling tools after a skilled individual has left (de Resende et al, 2008). Similarly, juvenile NC crows in the wild almost constantly follow their parents and have many occasions to observe them using tools at feeding sites, and to manipulate/reuse tools discarded by their parents, potentially explaining the social influence observed in their learning of food extraction with tools in the wild (Holzhaider et al, 2010).

It is hard to evaluate the precise impact of social input on an individual's learning of tools, not only in non-human animals (Meulman et al, 2013) but also in humans. Infants have indeed many opportunities to watch others using tools in their everyday life, from the regular use of cutlery for self-feeding and brooms for cleaning to the use of stick-like tools to bring out-of-reach objects into reach. Thus, in humans it is very difficult to determine whether learning by observation is a condition *sine qua non* for the emergence of tool use or if it is only a facilitator. Non-human primates engage in different forms of socio-cultural transmission but to a limited extent in comparison to human social behaviours. Another social difference between humans and primates during development is that human infants and adults often engage in mutual communication during manipulatory behaviours, whereas adult chimpanzees do not usually intervene in their infants' explorations (Bard & Vauclair, 1984). Direct teaching is also relatively rare in non-human animals (but see Humle et al, 2009; and Boesch, 1991 for field studies of young chimpanzees' learning of ant dipping and nut cracking from their mother's behaviour). These socio-cultural differences

between human and non-human animals have been suggested as a potential explanation for the much greater variability and complexity of human tool use as compared to non-human animal tool use (e.g. Vaesen, 2012; Vauclair, 1993).

Conclusions

A few studies have so far described the ontogeny of flexible tool use in human and non-human primates and in a few tool-using bird species, but most of these studies tend to focus on single species and tasks, and to supply descriptive analyses of the behaviours. Hitherto, we barely know the sources of within- and between-species differences, nor the role of experience in the emergence of tool-using competence. Similarly, we can only speculate on why some species develop tool-use behaviours whereas closely related species with similar capacities for solving problems never use tools, or how experience with objects grounds the ability to use them for a given task. Additionally, we hardly know about the interplay between inherited patterns, individual and social experience in these processes, which is of enormous importance for human research. In most cases, complex behaviours such as tool use develop in every individual through the interaction of pre-programmed know-how and the folding processes of development and learning in a social and physical environment. Unravelling such processes requires comparisons between species on a longitudinal basis from birth to the first use of tools, between individuals subject to special experimental interventions, and between biological and artificial systems. A recent and very relevant opportunity to enrich this area comes from enhancing collaborations with developmental roboticists, who aim to reproduce in artificial models the behavioural competences observed in real organisms. While they find inspiration and challenges in the comparative and developmental work on living organisms, we can derive knowledge from the algorithmic solutions they implement in their systems by design (Chappell & Sloman, 2007). The field of developmental robotics forms a bridge between two research communities: those who study learning and development in humans and those who design comparable processes in artificial systems. Bridging the gap between developmental robotics, developmental biology and developmental psychology