

N d'ordre : 694

50376
1978
101

50376
1978
101

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THESE DE TROISIEME CYCLE

PHYSIOLOGIE ANIMALE

(PSYCHOPHYSIOLOGIE)

présentée par

Michel DELSAUT

ROLE DES FACTEURS AUDITIFS ET VISUELS
DANS L'ATTRACTION SOCIALE CHEZ L'INSEPARABLE A FACE ROSE
(AGAPORNIS ROSEICOLLIS, AVES, PSITTACIDAE).



Membres du Jury : MM. J-M. COQUERY, Président

J-C. ROY, Rapporteur

V. BLOCH, Examineur

soutenue le 19 Juin 1978

ERRATA

Tableau III :

lire : *"Comparaison entre les nombres totaux de réponses vocales et motrices dans les différentes situations. Mise en évidence de l'augmentation générale du nombre de réponses aux deux cris diffusés lorsque l'un de ceux-ci est celui d'un partenaire connu (couple ou groupe)".*

au lieu de : *"Comparaison des nombres totaux d'appuis sur les deux perchoirs dans les différentes situations".*

Tableau III : Première colonne (C R), différence Couple/Groupe :

lire : "G = 695" au lieu de "G = 696".

SOMMAIRE

INTRODUCTION

1

CHAPITRE I

APPAREILLAGE ET TECHNIQUES

I - ENREGISTREMENT ET ANALYSE DES SIGNAUX VOCAUX.	5
II - QUANTIFICATION DES COMPORTEMENTS PROVOQUES PAR LES SIGNAUX VOCAUX.	5
III - CONDITIONNEMENT OPERANT RENFORCE PAR LES STIMULUS VISUELS ET AUDITIFS EMANANT D'UN PARTENAIRE.	6
IV - CONDITIONNEMENT OPERANT RENFORCE PAR L'AUDITION DE CRIS DE CONTACT SOCIAL.	7

CHAPITRE II

PRINCIPAUX ELEMENTS DU REPERTOIRE VOCAL D'AGAPORNIS
ROSEICOLLIS. REACTIONS MOTRICES PROVOQUEES
PAR LE CRI DE CONTACT SOCIAL.

I - ANALYSE DES ELEMENTS LES PLUS FREQUENTS DU REPERTOIRE D'AGAPORNIS ROSEICOLLIS.	8
PROCEDURE	8
RESULTATS	9
1) <i>Le cri de contact social.</i>	9
2) <i>Le cri d'alarme.</i>	9
3) <i>Le cri de juchage.</i>	10
4) <i>Le trille d'agressivité.</i>	10
II - QUANTIFICATION DES REACTIONS PROVOQUEES PAR LE CRI DE CONTACT SOCIAL.	11
PROCEDURE	11
RESULTATS	13

CHAPITRE III

VALEUR RENFORCATRICE DES STIMULUS

AUDITIFS ET VISUELS.

I - RENFORCEMENT D'UNE REPONSE OPERANTE PAR LA VUE ET L'AUDITION DU PARTENAIRE.	15
PROCEDURE	15
RESULTATS	16
II - RÔLES RESPECTIFS DES FACTEURS VISUELS ET AUDITIFS.	18
PROCEDURE	18
RESULTATS	18
1) Sous-groupe "a" : renforcement visuel suivi du renforcement auditif.	18
a) renforcement visuel (situation V)	
b) renforcement auditif (situation A)	
2) Sous-groupe "b" : renforcement auditif suivi du renforcement visuel.	20
a) renforcement auditif (situation A)	
b) renforcement visuel (situation V)	
III - INFLUENCE DE L'ASSOCIATION DES STIMULUS AUDITIFS AUX STIMULUS VISUELS.	22
PROCEDURE	22
RESULTATS	22
IV - CONCLUSION	23

CHAPITRE IV

EVITEMENT DES VOCALISATIONS.

I - EVITEMENT DES VOCALISATIONS D'UN PARTENAIRE DE L'ESPECE.	27
PROCEDURE	27
RESULTATS	28
1) Audition d'un partenaire spécifique étranger au groupe.	28
2) Audition d'un partenaire du groupe.	29
DISCUSSION	30
II - EVITEMENT DES CRIS DE CONTACT SOCIAL.	31
PROCEDURE	32
RESULTATS	32
<i>EXPERIENCE I</i>	32
<i>EXPERIENCE II</i>	33
DISCUSSION	34

CONCLUSIONS ET DISCUSSION.

I - LE PHENOMENE DE FRUSTRATION.	37
II - APPRENTISSAGE DE LA SIGNIFICATION DES SIGNAUX SONORES.	42

BIBLIOGRAPHIE

I à VII

INTRODUCTION

Les sociétés animales n'existent que par le fait que chaque individu exerce sur ses congénères une stimulation attractive, comme l'ont montré Rabaud et Grassé. Le fait social est ainsi défini par l'existence d'une valeur attractive de certains stimulus émis par chacun des membres du groupe, stimulus qui entraînent le rapprochement réciproque des individus.

Chez les oiseaux, les stimulations qui régulent les relations sociales et les distances interindividuelles sont essentiellement véhiculées par deux modalités sensorielles : l'audition et la vision. Les stimulus visuels et auditifs qui participent ainsi à cette régulation agissent le plus souvent de manière synergique ; ils ont pourtant, d'une manière générale, été étudiés séparément, sans tenir compte de leur interdépendance.

On sait que les stimulus visuels, par leur valeur attractive, jouent un rôle important dans le maintien de la cohésion sociale des couples, et plus généralement des groupes. Cette valeur est probablement déterminée précocement à la suite d'un phénomène d'empreinte. Chez les oiseaux nidifuges jeunes, il a été montré que le stimulus d'empreinte peut servir de renforcement dans une procédure de conditionnement opérant (Campbell et Pickleman, 1961 ; Peterson, 1960 ; Bateson et Reese, 1968, 1969 ; Simner, 1975). Chez l'adulte, des résultats comparables ont pu être obtenus avec le coq pour qui la vision d'un autre coq constitue un renforcement positif (Thompson, 1964).

Les conclusions des recherches sur les stimulus auditifs sont beaucoup moins claires. La valeur attractive de ceux-ci n'est pas générale et ils n'ont pu, de manière sûre, être reliés à un processus d'empreinte. En outre, contrairement aux stimulus visuels, les stimulus auditifs ont été étudiés presque exclusivement chez des espèces nidicoles et, en particulier, chez des passereaux.

L'existence d'un phénomène d'apprentissage de la structure physique du chant a conduit Hinde (1970) à émettre l'hypothèse que l'audition du modèle vocal normal, mémorisé au cours des premiers mois de la vie, possède des propriétés renforçatrices positives. Stevenson (1967, 1969), Stevenson-Hinde (1972) et Stevenson-Hinde et Roper (1975) ont pu mettre en évidence, chez le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), un effet renforçateur de l'audition du chant de l'espèce, par une procédure de conditionnement instrumental. Cependant, le chant ne constitue qu'un renforcement faiblement positif, qui dépend de l'état hormonal (Stevenson-Hinde, 1972), et qui est considérablement moins efficace qu'un renforcement traditionnel tel la nourriture (Stevenson-Hinde, 1973). En outre, Petrinovich, Yoder et Dobson (1972) ont obtenu des résultats totalement opposés avec une autre espèce : le Pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*). Placés dans une situation de conditionnement opérant, ces oiseaux évitent d'une manière très marquée l'audition du chant spécifique. Les conditions expérimentales semblent jouer un rôle important sur l'intensité de cet évitement (Dobson et Petrinovich, 1973), mais en aucun cas le chant n'apparaît comme un renforcement positif. Les propriétés renforçatrices du chant des passereaux sont donc loin d'être parfaitement établies.

Par ailleurs, Waite (1903) a pu mettre en évidence chez la Pie australienne (*Gymnorhina tibicen*) un curieux phénomène de compensation vocale. Chez cette espèce, un oiseau émet, après la mort de son partenaire, la partie du répertoire normalement réservée à celui-ci. Ce comportement d'imitation, également signalé chez les pies grièches africaines par Thorpe (1967), semble indiquer que l'audition de ces vocalisations possède des propriétés renforçatrices positives. Enfin, chez le Grand Corbeau (*Corvus corax*) et la Grive indienne (*Copsychus malabaricus*), l'émission par un des partenaires du couple, isolé, du répertoire habituellement émis par le congénère, provoque le rapprochement de celui-ci (Gwinner et Kneutgen, 1962). Ce fait pourrait s'expliquer en admettant que ces vocalisations présentent une valeur renforçatrice qui incite le partenaire éloigné à en rechercher la perception maximale.

En résumé, si les résultats relatifs aux stimulus visuels semblent relativement cohérents, leur rôle dans l'attraction sociale pouvant être relié à leur valeur renforçatrice (au moins chez les nidifuges), ceux qui concernent les stimulus auditifs ne permettent aucune conclusion générale.

On peut alors se demander si les mêmes mécanismes sous-tendent, au cours de l'ontogénèse de l'oiseau, l'établissement de la valeur attractive des stimulus visuels et auditifs. La disparité des résultats concernant les stimulus auditifs laissent prévoir qu'il s'agit d'un mécanisme différent et moins rigide, que celui de l'empreinte visuelle. En outre, le petit nombre d'études réalisées chez les espèces nidicoles ne permet pas d'affirmer que les mécanismes d'empreinte visuelle existent et sont les mêmes que chez les espèces nidifuges. L'impossibilité de montrer une réaction de poursuite chez les nidicoles nouveau-nés impose l'utilisation de techniques indirectes pour mettre en évidence la valeur attractive des stimulus.

Dans cette étude, nous nous sommes donc proposé plusieurs buts :

- 1) Etablir la valeur renforçatrice des stimulus visuels chez un oiseau nidicole.
- 2) Préciser, également chez un oiseau nidicole, le rôle des vocalisations dans les phénomènes d'attraction sociale et leur valeur renforçatrice.
- 3) Déterminer la façon dont les stimulus visuels et auditifs interagissent.

Les éléments développés ci-dessus mettent en évidence l'intérêt, pour ce type d'étude, d'utiliser une espèce "sociale". En effet, les oiseaux appartenant à ces espèces possèdent souvent un répertoire comportemental riche, dans lequel les stimulus liés à l'attraction interindividuelle jouent un rôle important, indépendamment du cycle reproducteur. Enfin, ces oiseaux présentent souvent des phénomènes de reconnaissance individuelle

grâce, notamment, à la structure physique des vocalisations.

Notre choix s'est porté sur une espèce de psittacidés : l'Inséparable à face rose (*Agapornis roseicollis*) (Vieillot). L'Inséparable est une espèce formant des groupes qui peuvent comprendre jusqu'à plusieurs centaines d'individus et qui sont composés de couples stables. Le comportement de ces oiseaux a été étudié par Dilger (1960) : la cohésion des couples et des groupes repose notamment sur l'échange fréquent, entre les partenaires, de signaux vocaux qui assurent le maintien d'un contact auditif lors des déplacements des oiseaux. L'audition de ces signaux, et principalement du cri de contact social, provoque une réponse d'approche vers la source sonore (Wheeler, 1972 a et b).

En premier lieu, nous avons décrit brièvement les principaux signaux du répertoire vocal de l'Inséparable à face rose et quantifié les réponses déclenchées par l'audition du cri de contact.

En second lieu, par une épreuve d'apprentissage d'une réponse d'appui sur un perchoir, renforcée par l'obtention de stimulus émanant d'un congénère, nous avons tenté de mettre en évidence un besoin social dont la réponse d'approche pourrait être la manifestation dans le contexte naturel. Par la suite, nous nous sommes attaché à définir l'influence respective des stimulus visuels et auditifs émanant du partenaire sur les manifestations comportementales de ce besoin. Dans ce but, nous avons utilisé comme agent renforçateur soit la vision, soit l'audition d'un congénère, soit encore la combinaison des deux stimulus.

CHAPITRE I

APPAREILLAGE ET TECHNIQUES

I - ENREGISTREMENT ET ANALYSE DES SIGNAUX VOCAUX

=====

Les enregistrements ont été réalisés dans une cage insonore (Boët, type CS 400, atténuation moyenne 37 dB, grâce à un microphone à basse impédance (Beyer M 610) relié à un magnétophone (Révox A77). Les vocalisations ont été analysées à l'aide d'un sonographe (Kay Electric, type 6061 B).

Parallèlement à l'étude sonographique, nous avons enregistré une série de séquences filmées à l'aide d'un magnétoscope (Sony, type AV 3670 CE) et d'une caméra (Sony, type AVC 3250 CEK). Ces séquences, réalisées dans les cages d'origine des oiseaux, nous ont permis de mettre en relation un certain nombre de cris avec des séquences comportementales définies.

II - QUANTIFICATION DES COMPORTEMENTS PROVOQUES PAR LES SIGNAUX VOCAUX

=====

Les sujets sont isolés durant toute l'expérience dans une pièce traversée par deux perchoirs parallèles distants de 1 mètre et dans laquelle sont disposés deux haut-parleurs contenus dans des enceintes (Kef Cresta, 80 Hz à 25 KHz ; \pm 4 dB). Chaque haut-parleur, placé à une extrémité du premier perchoir est relié à un magnétophone stéréophonique (Révox A77) dont la bande magnétique est montée en boucle fermée. Sur chacune des pistes de la bande magnétique est enregistré un cri de contact provenant selon les cas, du partenaire du couple, d'un partenaire du groupe, ou d'un oiseau de la même espèce mais inconnu du sujet. Celui-ci entend donc alternativement et de manière régulière le cri d'un oiseau diffusé par le haut-parleur de gauche, environ deux secondes après le cri d'un autre individu à droite, puis de nouveau le cri du premier oiseau à gauche et ainsi de suite.

Le comportement des sujets est filmé et enregistré sur un magnétoscope, les réponses vocales des sujets étant également enregistrées sur la piste son du magnétoscope.

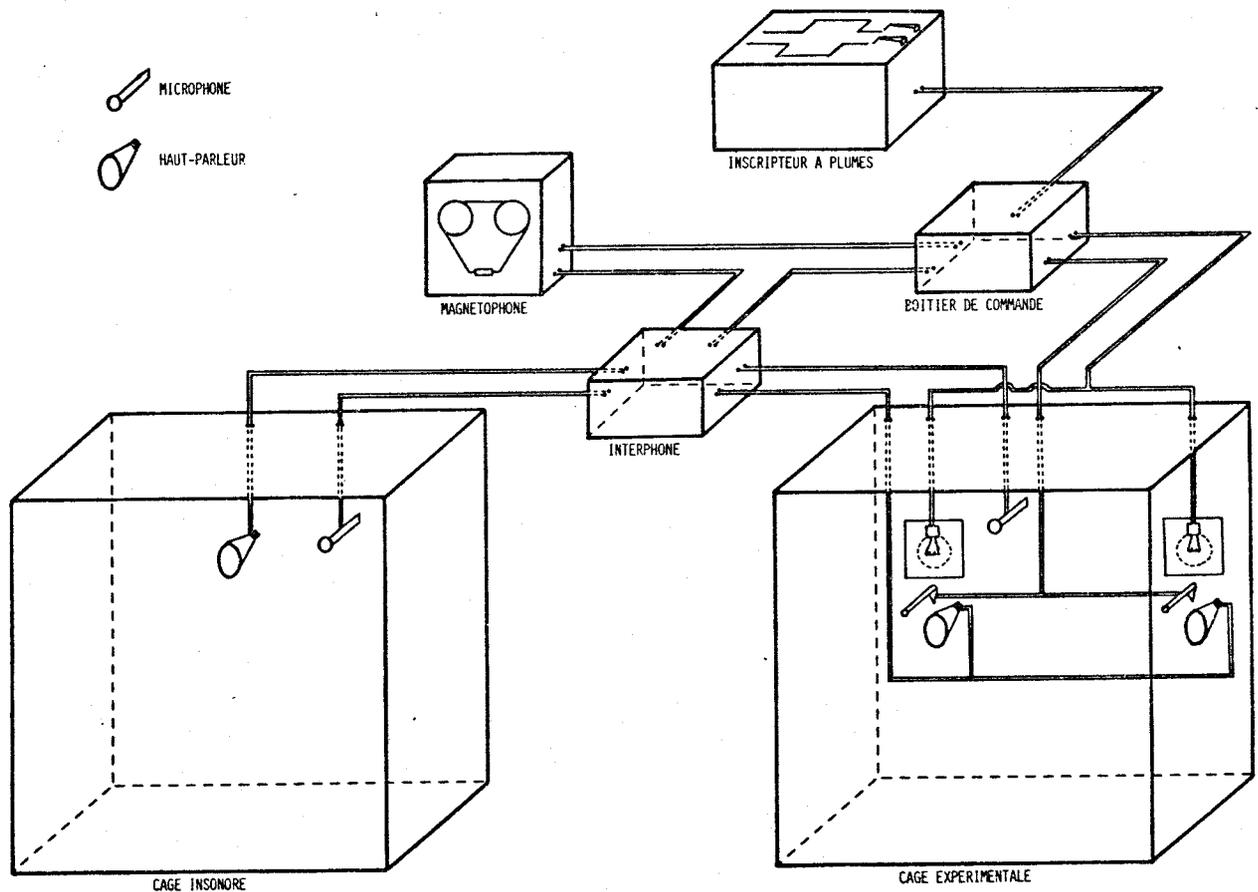


Figure 1 : Dispositif permettant de tester la valeur renforçatrice des stimuli visuels et auditifs.

La cage expérimentale est munie de deux perchoirs. Chaque perchoir repose sur un micro-contact relié au boîtier de commande. Celui-ci déclenche un inscripteur à plumes et, soit la mise en route de l'interphone qui relie la cage expérimentale à la cage insonore, soit l'extinction des lampes placées derrière les glaces sans tain, soit encore ces deux événements simultanément. Un magnétophone relié à l'interphone est également mis en marche lors des appuis sur le perchoir renforcé : il diffuse alors deux cris de contact.

III - CONDITIONNEMENT OPERANT RENFORCE PAR LES STIMULUS VISUELS ET AUDITIFS
 =====
 EMANANT D'UN PARTENAIRE.
 =====

Les sujets sont placés dans une cage expérimentale assourdie (- 15 dB) de 0,80 m de côté et dans laquelle sont disposés deux perchoirs (fig. 1). L'appui sur ces perchoirs déclenche un micro-contact qui commande à la fois l'apparition du renforcement et la mise en route d'un inscripteur à plumes. Le renforcement est constitué, soit d'une association de stimulus proche de celle perçue en situation naturelle (vision et audition d'un partenaire), soit par le stimulus visuel ou le stimulus auditif présentés séparément.

L'audition du partenaire est réalisée par la mise en contact direct, par l'intermédiaire d'un interphone, du sujet avec le partenaire du couple, isolé dans une cage insonore. Un magnétophone monté en boucle fermée permet, lors des appuis, la diffusion de deux cris de contact social audibles par les deux oiseaux. Ce dispositif s'est avéré nécessaire pour inciter les sujets à émettre des vocalisations et à établir ainsi un contact auditif. La diffusion de ces cris enregistrés, ainsi que des réponses du partenaire, se fait par l'intermédiaire de haut-parleurs (BST PF 5M) placés en dessous de chacun des perchoirs (fig. 2). Le recueil des vocalisations est effectué par l'intermédiaire de microphones Beyer (Type M 610).

La composante visuelle du renforcement est constituée par l'apparition de l'image du sujet dans un miroir placé juste devant chacun des deux perchoirs. A l'utilisation d'un système mécanique de masquage du miroir, susceptible de perturber les sujets, nous avons préféré un dispositif permettant de faire apparaître l'image dans une glace sans tain grâce à l'extinction, lors des appuis sur les perchoirs de lampes situées derrière celle-ci. Un système de circulation d'air au niveau des lampes permet d'éviter l'échauffement des miroirs et l'apparition d'une différence sensible de température à l'emplacement des perchoirs. Afin de ne pas effrayer l'oiseau, l'image apparaît progressivement grâce à une diminution lente (environ 200 ms)

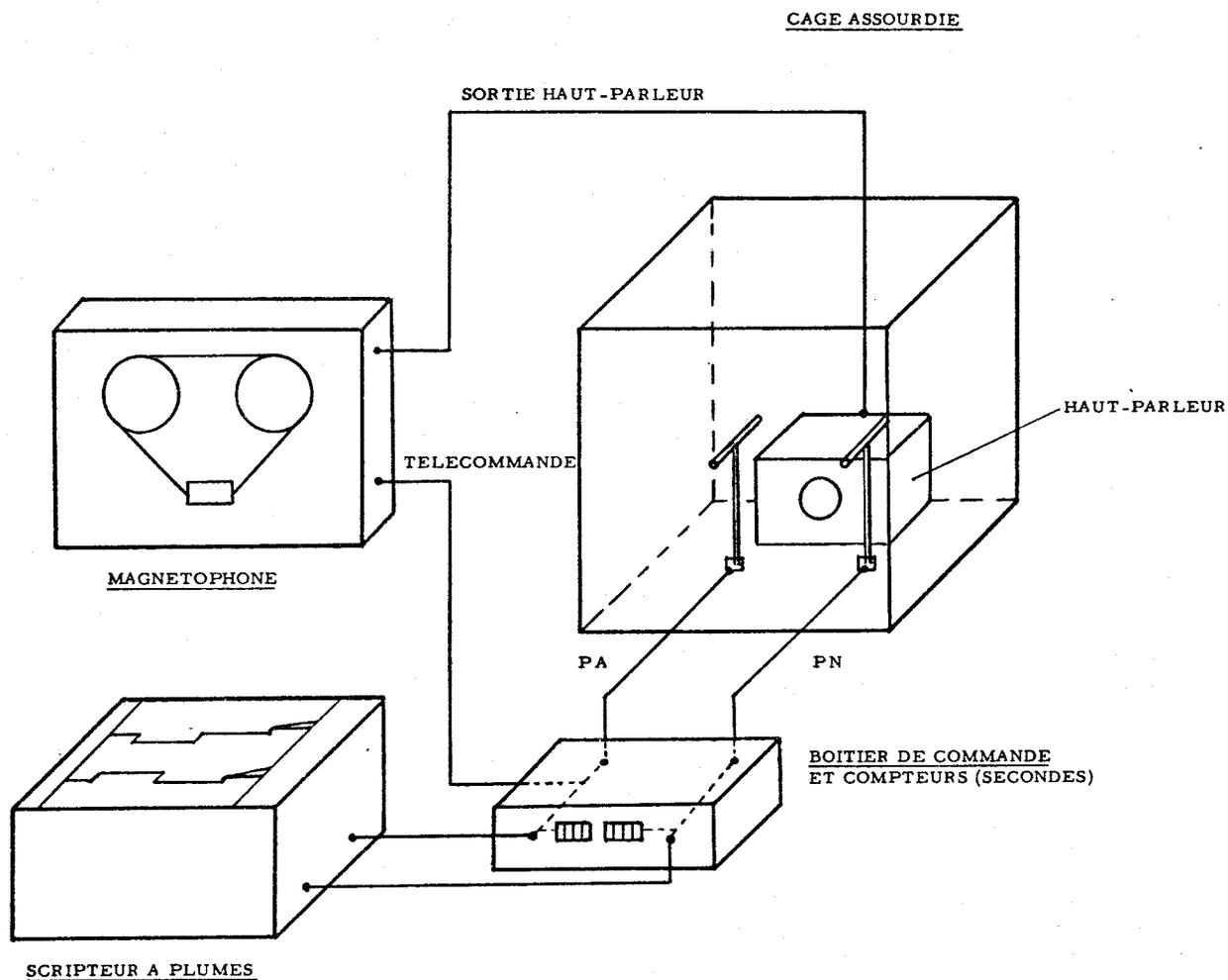


Figure 2 : *Dispositif expérimental permettant l'établissement d'un conditionnement instrumental renforcé par la diffusion de cris de contact enregistrés.*

La base des perchoirs repose sur un micro-contact relié au boîtier de commande. Un magnétophone, dont la bande magnétique est montée en boucle fermée, est mis en marche ou arrêté lors des appuis sur le perchoir renforcé.

de l'intensité lumineuse. De la même façon, la diffusion des cris enregistrés s'établit et disparaît progressivement, tandis que la mise en marche de l'interphone est également progressive, évitant ainsi de trop brusques variations d'intensité sonore. Selon la position du partenaire répondeur dans la cage insonore, l'intensité de ses vocalisations se situe entre 60 et 80 dB dans la cage expérimentale. Les deux cris enregistrés sur le magnétophone monté en boucle fermée sont diffusés à une intensité de 80 dB. Enfin, la cage est éclairée de l'extérieur de manière à atténuer les variations d'intensité lumineuse lors des appuis sur les perchoirs.

IV - CONDITIONNEMENT OPERANT RENFORCE PAR L'AUDITION DE CRIS DE CONTACT SOCIAL.

=====

Lors des séances expérimentales, les oiseaux sont introduits dans une cage de 0,80 m de côté, légèrement différente de celle décrite précédemment. Elle est munie de deux perchoirs (hauteur : 35 cm, barre horizontale : 10 cm de long) et de haut-parleurs contenus dans une enceinte (Kef Cresta). La base de chaque perchoir repose sur un micro-contact qui commande un compteur totalisant en secondes la durée des appuis, et un inscripteur à plumes qui enregistre le nombre et la durée des appuis (fig. 2). Ces micro-contacts permettent également de commander un magnétophone (Révox A77), dont la bande magnétique est montée en boucle fermée. Sur celle-ci, sont enregistrés deux cris de contact utilisés comme agents renforçateurs et reproduits à la fréquence d'un cri toutes les deux secondes. L'intensité de ceux-ci a été réglée de manière à reproduire le niveau des vocalisations d'un oiseau se trouvant à environ 30 cm, soit 90 dB au niveau des perchoirs (durée du cri : 200 ms environ).

Le comportement des oiseaux est observé à travers une paroi vitrée de la cage expérimentale, par l'intermédiaire d'un circuit fermé de télévision.

CHAPITRE II

PRINCIPAUX ELEMENTS DU REPERTOIRE VOCAL D'AGAPORNIS

ROSEICOLLIS. REACTIONS MOTRICES PROVOQUEES

PAR LE CRI DE CONTACT SOCIAL.

Avant d'entreprendre l'étude de la valeur renforçatrice des stimulus intervenant dans les phénomènes d'attraction sociale, il était nécessaire de connaître les principaux signaux sonores et leur signification. Par la suite, nous avons tenté de quantifier les réactions motrices d'approche provoquées par le cri de contact social.

I - ANALYSE DES ELEMENTS LES PLUS FREQUENTS DU REPERTOIRE D'AGAPORNIS

ROSEICOLLIS.

Ce travail ne constitue qu'une analyse préliminaire du répertoire de l'Inséparable à face rose : seules les vocalisations les plus caractéristiques et le plus fréquemment émises sont présentées ici. Notre but était, en effet, de connaître la signification des cris qui interviennent le plus souvent dans les interactions sociales de l'Inséparable. Parmi toutes les vocalisations enregistrées, nous avons donc sélectionné un certain nombre de cris en raison de leur fréquence élevée d'émission.

PROCEDURE

Nous avons obtenu les différents types de cris en plaçant un oiseau ou un couple dans une cage insonore, en présence ou non de l'expérimentateur : le rôle de ce dernier étant de provoquer des réactions vocales de la part des oiseaux.

Dans le même temps, nous avons tenté de mettre en relation les vocalisations ainsi recueillies avec un certain nombre de situations particulières. Il nous a alors été possible de définir les cris par la situation dans laquelle ils sont le plus fréquemment émis. Cette nomenclature, basée uniquement sur des critères comportementaux, est certainement quelque peu arbitraire dans la mesure où elle fait appel à un jugement subjectif de l'observateur ; elle nous est cependant apparue suffisante pour établir un premier classement.

RESULTATS

Des sonogrammes représentant des exemples typiques des vocalisations retenues sont reproduits sur la figure 3, leurs caractéristiques physiques étant résumées dans le tableau I.

1) *Le cri de contact social.*

Nous avons analysé cinquante cinq cris de ce type appartenant à sept oiseaux différents. Ces vocalisations, qui durent un peu moins de 200 ms en moyenne, présentent une grande variabilité individuelle, notamment dans leur modulation. De toutes les vocalisations, c'est celle dont le maximum d'énergie (voir Tableau I) se situe dans la bande de fréquences la plus basse (2,87 à 4,98 KHz).

Les cris de contact social sont présents dans toutes les relations interindividuelles et, notamment, lorsque les partenaires du couple sont séparés et placés dans des cages différentes : les oiseaux produisent alors un grand nombre de ces cris et continuent à les produire durant un certain temps après que les partenaires aient été à nouveau réunis dans la même cage.

2) *Le cri d'alarme.*

Il s'agit d'un cri très bref émis dans une bande de fréquence relativement élevée (3,58 à 6,87 KHz). Ce cri est produit lors de certaines interactions entre les oiseaux, par exemple par un oiseau agressé lorsque l'agresseur tente de lui attraper la patte ou de lui saisir le bec. Son émission survient également lors de l'entrée de l'expérimentateur dans la cage insonore : l'oiseau n'émet alors pratiquement que ce seul signal. Des mouvements de l'expérimentateur ou des tentatives pour saisir l'oiseau augmentent le rythme des émissions vocales qui restent cependant bien individualisées. Enfin, la perception des cris d'alarme provoque en général l'émission de ce même type de vocalisations par les autres oiseaux.

Bien que cette réaction soit relativement rare, nous avons pu constater, dans quelques cas, une approche vers une autre source sonore diffusant les cris d'alarme du partenaire du couple.

		Moyenne	Ecart-type	Effectif
Cri de contact social	Durée	187 ms	25 ms	55
	Fréquence la plus basse	2,2 KHz	0,2 KHz	55
	Maximum d'énergie	de 2,87 KHz à 4,98 KHz	0,27 KHz 0,59 KHz	55 55
Cri de Juchage	Durée	81,87 ms	19,65 ms	16
	Fréquence la plus basse	2,04 KHz	0,08 KHz	16
	Maximum d'énergie	de 3,76 KHz à 6,78 KHz	0,33 KHz 0,75 KHz	16 16
Cri d'alarme	Durée	70,13 ms	14,36 ms	40
	Fréquence la plus basse	1,96 KHz	0,13 KHz	40
	Maximum d'énergie	de 3,58 KHz à 6,87 KHz	0,39 KHz 0,58 KHz	40 40
Trille d'agressivité	Durée	49 ms	13,66 ms	118
	Intervalle	61 ms	13,54 ms	87
	Fréquence la plus basse	2,19 KHz	0,26 KHz	118
	Maximum d'énergie	de 4,01 KHz à 6,98 KHz	0,27 KHz 0,47 KHz	118 118

Tableau I : *Caractéristiques physiques de quatre types de vocalisations du répertoire vocal d'Agapornis roseicollis.*

Nous avons défini le maximum d'énergie comme étant la bande de fréquences où les vocalisations sont émises avec la plus forte intensité. C'est dans cette bande de fréquences que les modulations caractéristiques des cris peuvent être reconnues.



3) *Le cri de juchage.*

Ce cri bref (82 ms) présente d'importantes ressemblances avec le cri d'alarme. Il est émis en fin de vol, en général lorsque l'oiseau se perche auprès de son partenaire. Son rôle est probablement de faire reconnaître l'arrivant, car lorsqu'il est omis, on observe parfois des manifestations agressives de la part du partenaire au repos.

4) *Le trille d'agressivité.*

Ce cri est qualifié de trille en raison de la répétition rapide des éléments qui le composent. Il est constitué d'une série de cris rapprochés dont le nombre varie de deux à dix-sept dans les enregistrements que nous avons pu recueillir, mais qui semble constant pour un même individu.

La largeur de la bande des fréquences émises à la plus forte intensité (maximum d'énergie) est peu différente de celle des cris d'alarme et de juchage. Au contraire, la variation des fréquences dans le temps suit une évolution qui s'écarte sensiblement de celle qui caractérise ces deux derniers cris. En outre, la durée de chaque élément (49 ms) est relativement brève comparée à celle des autres cris. Le "silence" séparant deux éléments est lui aussi très bref (61 ms en moyenne) ; les durées de ces silences interviennent probablement, au même titre que la durée des éléments sonores eux-mêmes, dans le processus de reconnaissance individuelle.

Le trille d'agressivité survient dans des situations plus menaçantes pour l'oiseau que celles provoquant le cri d'alarme : par exemple lorsqu'il ne peut s'envoler et échapper à l'expérimentateur. Ce trille intervient également lors des conflits entre deux individus, par exemple lorsqu'un oiseau au repos est dérangé par un congénère.

Parmi ces quatre types de vocalisations, seul le cri de contact social semble jouer un rôle important et régulier dans le processus d'approche que nous nous proposons d'étudier. Le cri d'alarme et le cri de juchage sont probablement deux formes du même cri : ni leur structure physique, très voisine, ni leur rythme d'émission ne justifient une distinction morphologique. Seule varie la situation dans laquelle ils sont émis, et il est

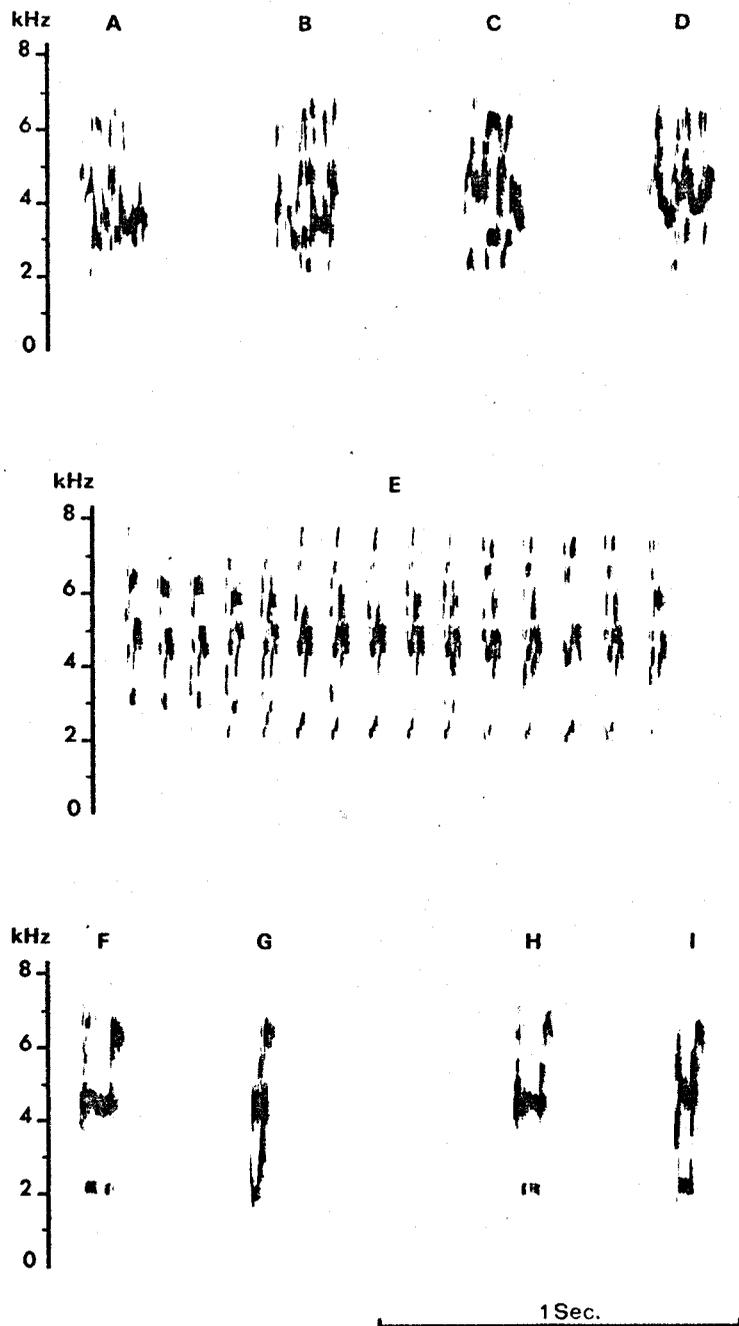


Figure 3 : Sonogramme des quatre types de cris d'*Agapornis roseicollis* décrits dans cette étude.

A, B, C, D représentent des exemples de cris de contact émis par quatre individus différents. Noter qu'il existe une certaine variabilité d'un oiseau à l'autre.

E correspond à l'un des plus longs trilles d'agressivité que nous ayons pu enregistrer (15 éléments).

F et G représentent les cris d'alarme de deux individus différents, H et I les cris de juchage. Noter la grande ressemblance de ces deux types de cris.

probable que celle-ci en modifie la signification. Wiley (1976) a déjà signalé la possibilité d'une telle variation en fonction du contexte chez le Mainate bronzé (*Quiscalus quiscula*). Cet auteur montre que, selon la distance entre l'oiseau émetteur et les oiseaux receveurs, un même cri peut provoquer une approche, une augmentation des distances interindividuelles ou encore des vocalisations.

II - QUANTIFICATION DES REACTIONS PROVOQUEES PAR LE CRI DE CONTACT SOCIAL.

=====

Nous avons vu dans le paragraphe précédent que la séparation des deux membres d'un couple provoque l'émission de cris de contact social. Ces cris entraînent à leur tour, lorsque cela est possible, le rapprochement des partenaires ; ceci laisse supposer qu'ils jouent un rôle prépondérant dans la cohésion des couples. Il a été montré que la diffusion de ces cris par un haut-parleur provoque l'approche de la source sonore par un oiseau isolé (Wheeler, 1972 a, b). C'est ce phénomène qui sera étudié en détail ici.

Nous avons tenté dans cette analyse :

- 1) de quantifier les comportements provoqués par la diffusion de ces cris chez des oiseaux placés dans des conditions d'isolement.
- 2) de tester l'influence de l'identité de l'émetteur sur les comportements du receveur.

Pour cela, nous avons proposé aux oiseaux une situation de choix entre deux cris provenant de deux individus différents et nous avons noté les réactions des sujets à la diffusion simultanée de ces vocalisations.

PROCEDURE

Dix-huit oiseaux répartis en trois groupes ont été utilisés comme sujets. Ils subissent deux séries de trois séances expérimentales, séparées par quelques jours d'intervalle. Chaque séance expérimentale dure trois minutes qui se répartissent en une minute de diffusion (soit quinze cris à gauche et quinze cris à droite) et deux minutes supplémentaires

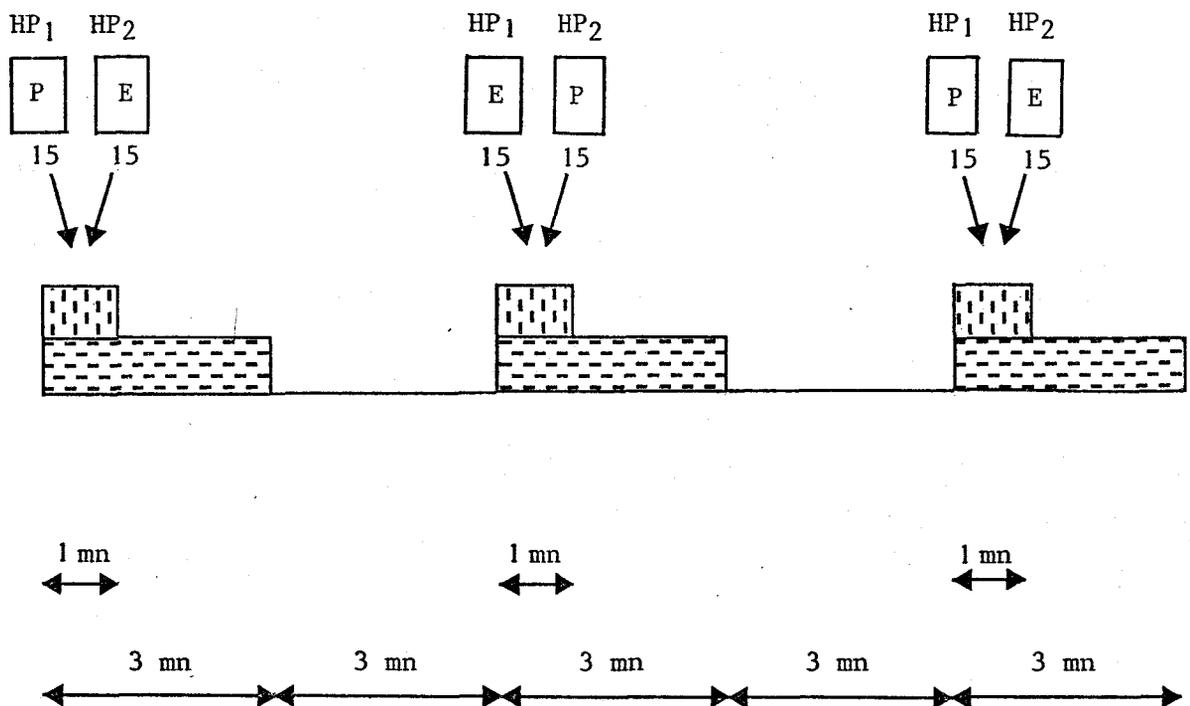


Figure 4 : Procédure de l'expérience de choix entre deux haut-parleurs.

P = cri du partenaire - E = cri d'un oiseau inconnu

15 cris sont diffusés par chaque haut-parleur en une minute selon le schéma : P-E-P-E-P-E... etc, soit un cri toutes les deux secondes.



= enregistrement vidéo.



= diffusion des cris.

durant lesquelles le comportement des sujets est également enregistré, aucune diffusion sonore n'étant effectuée. L'oiseau est ensuite laissé au repos un temps égal à celui de la séance expérimentale, soit trois minutes, puis une nouvelle diffusion est réalisée après que le rôle des haut-parleurs ait été inversé (fig. 4).

Trois types de situations expérimentales ont été réalisées pour tester le niveau de réaction à des cris provenant d'oiseaux différents. Dans chacune de ces situations, les sujets ont été confrontés simultanément à deux cris selon le schéma suivant :

- *partenaire du couple contre partenaire inconnu* : six sujets
(situation "couple").
- *partenaire du groupe contre partenaire inconnu* : six sujets
(situation "groupe").
- *partenaire inconnu contre partenaire inconnu* : six sujets
(situation "étranger").

La situation partenaire du couple contre partenaire du groupe n'a pu être testée par suite du faible nombre d'oiseaux dont nous disposions.

L'analyse des réactions nous a amenés à distinguer quatre éléments de comportement. Nous avons ainsi individualisé :

- les réponses vocales (cris : CR) en réaction à l'un ou à l'autre des cris diffusés.
- les mouvements d'intention (MI).
- les réactions d'approche vers les haut-parleurs (AP).
- la recherche, souvent très active, du partenaire au voisinage du haut-parleur (RA).

Ces quatre composantes sont notées par 1 (présence) ou 0 (absence). Les quelques réactions dont l'orientation n'a pu être précisée avec certitude ont été comptées comme étant dirigées à la fois vers l'un et vers l'autre haut-parleur (soit 1 à gauche et 1 à droite). Cette procédure nous a permis de déterminer l'importance et la fréquence des différentes réponses et de tester la capacité des oiseaux à discriminer entre des signaux vocaux.



Réponses Situations	C R			M I			A P			R A		
	P	E	Tot	P	E	Tot	P	E	Tot	P	E	Tot
Couple	367	304	671	254	153	407	74	34	108	52	5	57
	≠ : 63 $X^2 = 5,92$ $p < .05$			≠ : 101 $X^2 = 25,6$ $p < .001$			≠ : 40 $X^2 = 14,81$ $p < .001$			≠ : 47 $X^2 = 38,7$ $p < .001$		
Groupe	354	341	695	64	41	105	41	21	62	19	7	26
	≠ : 13 $X^2 = 0,24$ NS			≠ : 23 $X^2 = 5,04$ $p < .05$			≠ : 20 $X^2 = 6,45$ $p < .05$			≠ : 12 $X^2 = 5,54$ $p < .05$		
Etranger	174	120	294	38	36	74	8	8	16	0	1	1
	≠ : 54 $X^2 = 9,92$ $p < .01$			≠ : 2 $X^2 = 0,05$ NS			≠ : 0 $X^2 = 0$ NS			≠ : 1 $X^2 = 1$ NS		

Tableau II : Nombre total de réponses vocales et motrices dans les différentes situations de choix entre deux cris de contact social.

Les situations, ainsi que les différentes réponses quantifiées, sont définies dans le texte. Noter la réponse préférentielle vers le haut-parleur diffusant les cris d'un partenaire connu.

C R = cris ; MI = mouvements d'intention ; A P = approches ; R A = recherche active.

P = partenaire ; E = étranger ; Tot = total.

de structure physique semblable, mais émis par des individus différents. Une analyse statistique a été effectuée sur le nombre et la nature de ces réponses (test du X^2).

RESULTATS

Les données numériques sont résumées dans les tableaux II et III. Les réactions les plus fréquemment enregistrées lors de cette expérience sont des réponses vocales (il s'agit uniquement de cris de contact) ; viennent ensuite, dans un ordre décroissant : les mouvements d'intention, les approches et enfin les comportements de recherche autour des haut-parleurs.

Pour chacun de ces éléments de comportement, le niveau de réaction varie en fonction de la situation de choix proposée ; c'est en fait l'identité de l'émetteur qui apparaît déterminante. C'est ainsi, par exemple, que si les comportements de recherche autour du haut-parleur sont quasi nuls lorsque les cris diffusés sont ceux de deux étrangers, la réactivité des sujets augmente dans des proportions considérables lors de la diffusion des cris d'un partenaire du groupe (Tableau III ; $X^2 = 23,15$; $p < .001$). En outre ces comportements sont très nettement orientés vers le haut-parleur diffusant les vocalisations du partenaire connu (Tableau II ; $X^2 = 5,54$; $p < .05$). Enfin, lorsque c'est le cri du partenaire du couple qui est émis, le nombre de comportements de ce type double ($X^2 = 11,58$; $p < .001$) et ils sont également orientés vers le cri du partenaire connu ($X^2 = 38,7$, $p < .001$). Il en est de même pour les autres éléments de comportement. Ainsi lorsque les sujets ont le choix entre un partenaire connu et un inconnu, ils dirigent toujours préférentiellement leurs réponses vers le premier et les réactions à la diffusion des vocalisations de deux oiseaux inconnus sont, dans tous les cas, beaucoup moins nombreuses.

Il existe donc, dans les vocalisations, une composante individuelle qui permet aux Inséparables une identification auditive de leurs partenaires. Cette identification entraîne une modulation des réponses et l'intensité de celles-ci est d'autant plus forte que l'émetteur est plus connu. Nos résultats confirment ceux de Wheeler (1972 b), cependant, il faut remarquer



Réponses Différences	C R..	M I	A P	R A
Couple/Groupe	C = 671 ; G = 696 ≠ : 24 X ² = 0,42 ; NS	C = 407 ; G = 105 ≠ : 302 X ² = 178,13 ; p<.001	C = 108 ; G = 62 ≠ : 46 X ² = 12,45 ; p<.001	C = 57 ; G = 26 ≠ : 31 X ² = 11,58 ; p<.001
Couple/Etranger	C = 671 ; E = 294 ≠ : 377 X ² = 147,28 ; p<.001	C = 407 ; E = 74 ≠ : 333 X ² = 230,54 ; p<.001	C = 108 ; E = 16 ≠ : 92 X ² = 68,26 ; p<.001	C = 57 ; E = 1 ≠ : 56 X ² = 54,07 ; p<.001
Groupe/Etranger	G = 695 ; E = 294 ≠ : 401 X ² = 162,59 ; p<.001	G = 105 ; E = 74 ≠ : 31 X ² = 5,37 ; p<.05	G = 62 ; E = 16 ≠ : 46 X ² = 27,13 ; p<.001	G = 26 ; E = 1 ≠ : 25 X ² = 23,15 ; p<.001

Tableau III : Comparaison des nombres totaux d'appuis sur les deux perchoirs dans les différentes situations.

Noter, pour chacune des différences, l'importance de l'identité des oiseaux dont les cris sont diffusés. Remarquer en particulier le très haut niveau de réaction lorsque l'un des cris diffusé provient du partenaire du couple.

C = couple ; G = partenaire du couple ; E = oiseau étranger au groupe.

que les vocalisations d'oiseaux inconnus provoquent quand même, bien que dans une moindre mesure, des réactions d'approche vers la source sonore. Le cri de contact semble donc bien avoir une valeur attractive générale.

CHAPITRE III

VALEUR RENFORÇATRICE DES STIMULUS
AUDITIFS ET VISUELS.

La valeur attractive de certains stimulus sonores émanant des partenaires de l'espèce implique que l'oiseau présente une tendance à rechercher la perception de ces stimulus. Les expériences qui suivent ont pour objet de déterminer si ces comportements sont l'expression d'une motivation sociale, en plaçant des oiseaux, isolés de leurs congénères, dans une situation de conditionnement opérant dont le renforcement est constitué uniquement de stimulus émanant d'un partenaire. Par la suite, nous tenterons de déterminer la valeur renforçatrice respective des stimulus auditifs et visuels et la façon dont ils interagissent. Dans ce but, seize oiseaux formant huit couples stables ont été soumis à la série de quatre expériences décrites ci-dessous (les quatre épreuves d'apprentissage sont séparées par trois phases d'extinction).

I - RENFORCEMENT D'UNE REPOSE OPERANTE PAR LA VUE ET L'AUDITION DU
 =====
 PARTENAIRE.
 =====

Cette première expérience tend à mettre en évidence la capacité des Inséparables, isolés de leurs congénères, à maîtriser une situation de conditionnement opérant dont le renforcement est constitué des stimulus auditifs et visuels émanant d'un partenaire.

Dans cette condition, les appuis sur le perchoir renforcé déclenchent simultanément la mise en service de l'interphone et l'extinction des lampes situées derrière la glace sans tain correspondante. Le sujet peut ainsi, tant qu'il reste sur le perchoir renforcé, voir sa propre image et communiquer vocalement avec son partenaire placé dans la cage insonore.

PROCEDURE

Le niveau spontané de perchage* a été déterminé préalablement à la première expérience en plaçant chacun des sujets 30 mn (1800 sec)

* Nous proposons ce néologisme pour définir l'action de se poser sur un perchoir dans une situation de conditionnement opérant.

par jour, deux jours de suite, dans la cage expérimentale, sans renforcer les perchages. Le perchoir sur lequel l'oiseau se tient le plus longtemps est défini comme son perchoir "préféré" ; malgré l'existence de préférences individuelles, aucun choix systématique en faveur d'un perchoir n'a été noté. Au cours de ce premier apprentissage, c'est le perchoir non préféré qui est renforcé (PR). Par la suite, à chaque changement de situation expérimentale, nous réalisons une inversion des fonctions des perchoirs : le perchoir précédemment non renforcé (PNR) devient renforcé.

Au cours de chaque séance de conditionnement, les oiseaux sont placés trente minutes dans la cage expérimentale, une fois par jour. A la fin de ces trente minutes, ils réintègrent leur cage d'origine et retrouvent leur partenaire. La phase d'apprentissage dure dix jours au terme desquels les sujets sont placés en condition d'extinction : ils séjournent alors trente minutes par jour dans la cage expérimentale, mais le perchage n'entraîne aucun renforcement. Le critère d'extinction que nous avons choisi est une égalisation des durées d'appui sur PR et PNR durant trois jours consécutifs. Le nombre de jours nécessaires (six jours) pour atteindre ce critère lors de la première expérience nous a servi de référence et, par la suite, nous avons toujours conservé la même durée. Une période de repos d'une semaine est laissée aux oiseaux avant le début de l'apprentissage suivant.

Le traitement statistique des résultats porte :

- a) sur les durées de perchage sur chacun des perchoirs (PR et PNR) pour les seize oiseaux, par jour, et par condition expérimentale (Analyse de variance réalisée à l'aide du programme VAR 3) (Lépine, Rouanet et Lebeaux, 1976).
- b) sur le nombre de perchages pour l'ensemble des oiseaux au cours de chaque condition expérimentale (Test du X^2).

RESULTATS

- Apprentissage

La figure 5 montre l'évolution des moyennes des durées d'appui des seize sujets sur le PR. Dès le premier jour, la durée moyenne de per-

V+A

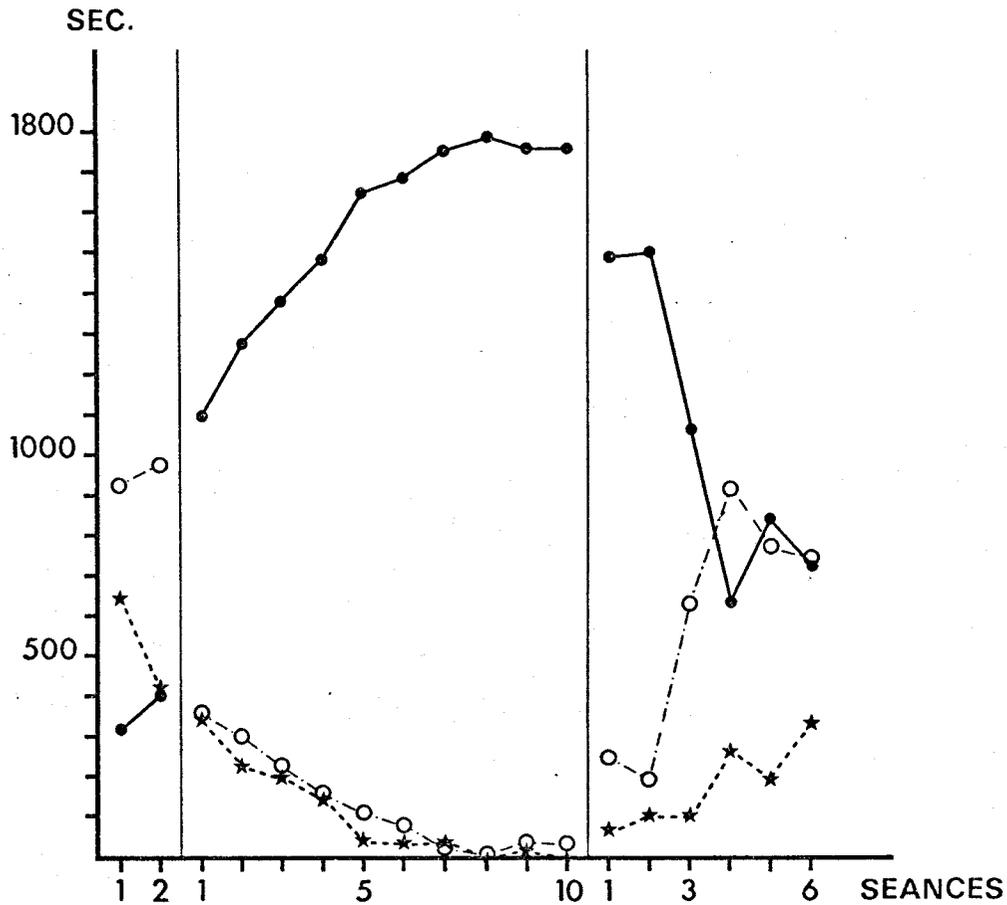


Figure 5 : Evolution des durées d'appui dans le cas d'un renforcement par la vision et l'audition du partenaire du couple.

Les courbes traduisent un apprentissage lié à la valeur renforçatrice positive des stimulus présentés. Noter la diminution des durées d'appui sur le perchoir renforcé lors de la phase d'extinction, ainsi que l'augmentation du THP au cours de cette même phase. Les deux premières séances permettent d'établir le niveau opérant. L'apprentissage dure dix jours ; il est suivi d'une phase d'extinction de six séances.

Le code présenté ci-dessous sera conservé dans les figures 6 et 7.

- : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir renforcé.
- - -○ : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir non renforcé.
- *- - -* : temps passé hors des perchoirs (THP).



chage sur le PR (1098 sec) est supérieure à celle enregistrée sur le PNR (360 sec). Cette tendance s'accroît au cours des séances expérimentales pour finalement atteindre un plateau proche du maximum (1748 sec dès le 7^e jour). Corrélativement, la somme des temps passés hors des perchoirs (THP) diminue régulièrement jusqu'à pratiquement s'annuler. Le choix du PR est très significatif ($F(1,15) = 245,20$; $p < .001$) (Tableau IV). L'analyse des interactions Séances - PR ($F(9,135) = 5,56$; $p < .001$) et Séances - PNR ($F(9,135) = 2,36$; $p < .05$) montre que ce choix est le résultat d'un apprentissage effectué sur les deux perchoirs. Le THP connaît une évolution sensiblement parallèle à celle des durées d'appui sur le PNR. La fréquence des appuis enregistrée sur le PR est significativement supérieure à celle observée sur le PNR ($X^2 = 62,34$; $p < .001$) (Tableau IV).

- *Extinction*

Le fait de placer les sujets dans la cage expérimentale, sans renforcement, provoque une extinction progressive de la réponse instrumentale sur le perchoir précédemment renforcé ($F(5,7) = 3,85$; NS). En outre, le THP augmente progressivement au cours des essais pour atteindre 18,4 % de la durée de la dernière séance expérimentale.

Le nombre total des appuis diminue de façon importante (2,5 fois) et ceux-ci ne sont plus différenciés en faveur du perchoir renforcé ($X^2 = 3,28$; NS).

Cette expérience démontre que les Inséparables sont capables de faire l'apprentissage de ce type de réponse instrumentale. Elle confirme en outre l'existence d'un besoin social clairement mis en évidence par la recherche active des stimulus visuels et auditifs, et le choix très net du perchoir permettant leur apparition. Dans les expériences suivantes, nous tenterons de déterminer le rôle respectif des stimulus visuels et auditifs dans la satisfaction de ce besoin social.

	Apprentissage V + A		Extinction V + A	
	PR	PNR	PR	PNR
Durée moyenne d'appui	1563,2	133,6	1042,4	581,78
Nombre total d'appuis	582	342	204	169

Tableau IV : *Durée moyenne et nombre total d'appuis pour l'ensemble des oiseaux dans chacune des phases de l'expérience V + A.*

Remarquer, pour chacune de ces valeurs, le choix très net du perchoir renforcé par les stimulus visuels et auditifs émanant du partenaire du couple.



II - RÔLES RESPECTIFS DES FACTEURS VISUELS ET AUDITIFS.

=====

Dans ces expériences, le renforcement n'est constitué que par la présentation des stimulus liés à une seule modalité sensorielle : l'appui sur le PR entraîne soit l'apparition de l'image de l'oiseau dans le miroir, soit l'ouverture du système de communication vocale avec le partenaire.

PROCEDURE

Les mêmes oiseaux que ceux utilisés précédemment sont divisés en deux sous-groupes : chacun de ces deux sous-groupes reçoit successivement, mais dans un ordre inverse, les stimulus appartenant à l'une puis à l'autre des modalités sensorielles. Le *sous-groupe "a"* (composé de quatre couples) reçoit d'abord le renforcement de nature visuelle, puis, après une phase d'extinction, le renforcement de nature auditive dans l'apprentissage suivant. Le *sous-groupe "b"* (composé également de quatre couples) obtient d'abord le renforcement auditif, puis, après extinction, le renforcement visuel. Cette inversion dans la présentation des stimulus selon les sous-groupes permet d'éliminer, ou au moins de minimiser, un effet éventuel de l'ordre de succession des apprentissages.

Il convient de rappeler que le rôle des perchoirs est inversé par rapport à la première expérience et qu'il l'est à nouveau entre l'expérience II et l'expérience III.

RESULTATS

1) Sous-groupe "a" : renforcement visuel suivi du renforcement auditif.

a) renforcement visuel (situation V)

- *Apprentissage*

Dès la première séance, la durée moyenne des appuis sur le PR est très supérieure à celle des appuis sur le PNR : 1432,6 sec contre 131,7 sec (fig. 6). Le choix des perchoirs est très significatif

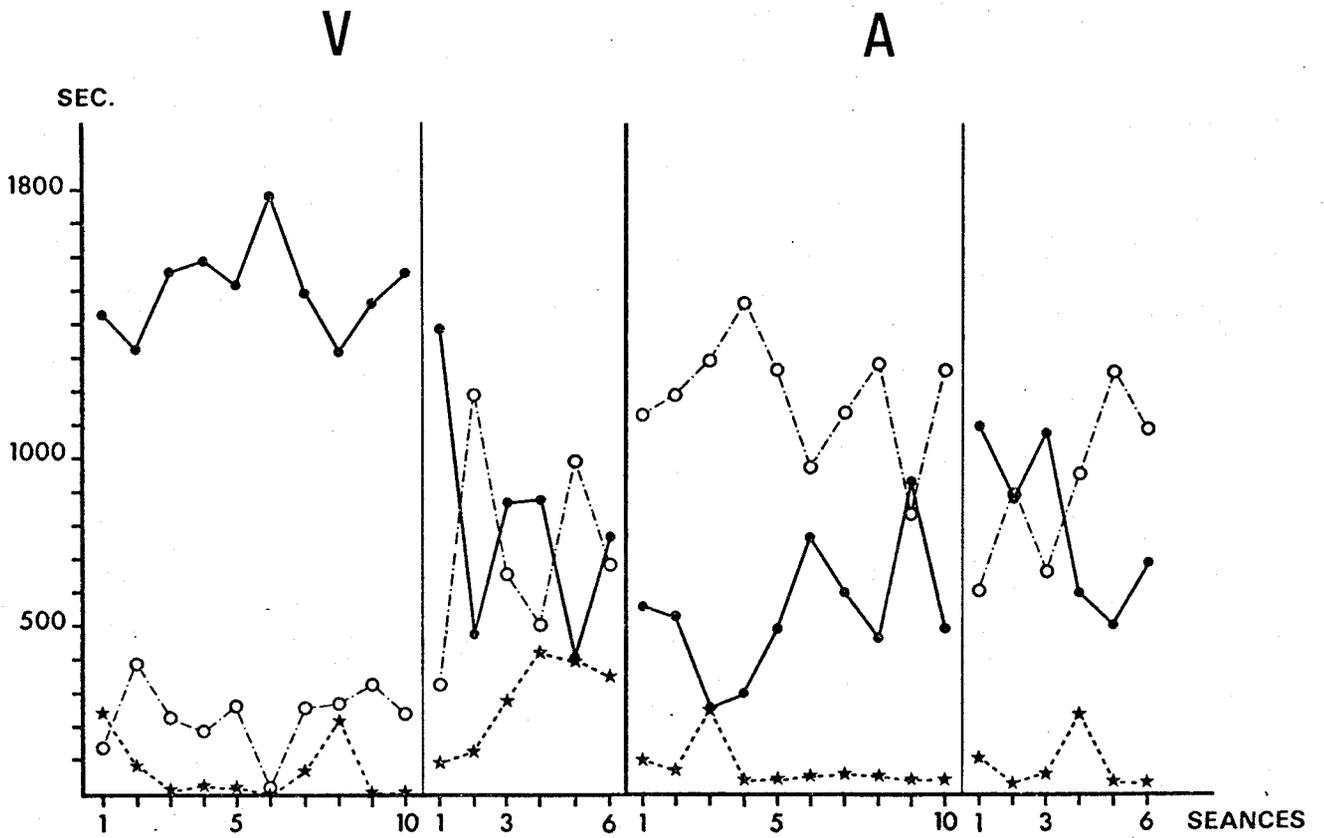


Figure 6 : Sous-groupe "a" : apprentissages successifs renforcés par les stimulus visuels (V) et par les stimulus auditifs (A).

Les phases d'apprentissage sont suivies d'une phase d'extinction de 6 jours. Noter qu'en situation A les moyennes des durées d'appui sur le perchoir renforcé se situent à un niveau très bas, inférieur à celui du perchoir non renforcé.



($F(1,8) = 22,09$; $p < .01$), mais contrairement au premier apprentissage, on ne peut mettre en évidence aucune évolution systématique des durées de perchage au cours des séances ($F(9,63) = 1,41$; NS). Le THP diminue jusqu'à un niveau voisin du minimum (Tableau V). Le nombre d'appuis sur le PR est de nouveau plus important que sur le PNR ($X^2 = 5,55$; $p < .05$).

- *Extinction*

La non présentation du renforcement entraîne une extinction rapide de la réponse instrumentale sur le perchoir précédemment renforcé ($F(5,35) = 3,43$; $p < .05$). Au terme des six jours de l'extinction, les durées d'appui sont ramenées à des niveaux sensiblement identiques sur les deux perchoirs (fig. 6). Le THP croît de nouveau progressivement pour atteindre le sixième jour 19,6 % de la durée de la séance expérimentale ($F(5,35) = 1,21$; NS). La comparaison de la fréquence des appuis sur chacun des perchoirs ne met en évidence aucune différence significative ($X^2 = 3,82$; NS).

b) renforcement auditif (situation A)

- *Apprentissage*

Le rôle des perchoirs est à nouveau inversé. Les durées de perchage sur le perchoir renforcé par l'audition du partenaire demeurent, d'une manière générale, nettement inférieures à celles enregistrées sur le PNR (fig. 6). En outre, aucune augmentation sensible n'est notée sur le PR ($F(9,63) = 1,07$; NS). Si l'on compare les performances moyennes des huit sujets au cours de cette expérience à celles qu'ils avaient réalisées lors de l'extinction précédente, on constate que le THP et les durées moyennes de perchage sur le PR diminuent, alors que les durées moyennes de perchage sur le PNR augmentent (Tableau V). Les oiseaux semblent donc éviter le perchoir qui déclenche l'audition des vocalisations du partenaire. Cependant, la différence PR - PNR n'est pas statistiquement significative ($F(1,7) = 2,92$; NS) par suite d'une importante dispersion des mesures due principalement à l'hétérogénéité des comportements des oiseaux dans cette condition. Le nombre d'appuis, bien que très élevé, ne traduit aucun choix préférentiel ($X^2 = 0,04$; NS) (Tableau V).



	Apprentissage V			Extinction après V			Apprentissage A			Extinction après A		
	PR	PNR		PR	PNR		PR	PNR		PR	PNR	
Durée moyenne d'appui	1503,6	230,3		796,6	726,54		539,12	1186,12		807,3	912,7	
	1728,4	64,6		1479,3	312,16		732,17	1033,66		536,2	1217,4	
Nombre total d'appuis	180	138		118	150		336	331		69	63	
	127	118		108	100		315	305		117	118	

Tableau V : *Durée moyenne et nombre total d'appuis dans les situations V et A pour chacun des deux sous-groupes.*

Le sous-groupe "a" effectue les apprentissages dans l'ordre : V, extinction, A, extinction. Le sous-groupe "b" effectue les apprentissages dans l'ordre inverse : A, extinction, V, extinction. Les appuis sont totalisés sur dix séances pour les apprentissages et six séances pour les extinctions. Noter le bas niveau des durées d'appui sur le perchoir renforcé lorsque celui-ci est renforcé par l'audition du partenaire du couple présentée seule. Noter, au contraire le niveau élevé d'activité enregistré sur les deux perchours dans cette même condition.

- *Extinction*

Le comportement des oiseaux, au cours de l'extinction consécutive, suit une évolution différente de celle des deux extinctions précédentes. Le choix d'un perchoir, ainsi que l'évolution des durées d'appui au cours des séances, restent non significatifs, mais au terme des six jours, la tendance à l'évitement du PR persiste. En outre, le THP conserve un niveau très bas. Enfin, il faut remarquer une diminution importante de l'activité générale des oiseaux dans cette condition ($X^2 = 22,53$; $p < .001$; calcul réalisé sur les moyennes/jour).

2) Sous-groupe "b" : renforcement auditif suivi du renforcement visuel.

a) renforcement auditif (situation A)

- *Apprentissage*

Les durées moyennes d'appui sur le PR restent d'une manière générale inférieures à celles sur le PNR (Tableau V), bien que la tendance soit moins nette que pour le sous-groupe "a". Cependant, le choix d'un perchoir n'est pas significatif ($F(1,7) = 0,43$; NS) et on n'observe aucune évolution significative au cours des séances ($F(9,63) = 0,78$; NS) (fig. 7).

Le THP reste à un niveau très faible tout au long des dix jours d'apprentissage. L'activité est de nouveau très importante dans cette situation, mais elle n'est pas orientée vers l'un ou l'autre des perchoirs ($X^2 = 0,16$; NS) (Tableau V).

- *Extinction*

La suppression du renforcement ne modifie pas le choix des perchoirs : les sujets continuant à se poser préférentiellement sur le perchoir qui, précédemment, n'entraînait pas l'audition du partenaire ($F(1,7) = 1,41$; NS). On observe une diminution importante du nombre d'appuis sur les deux perchoirs au cours de cette phase ($X^2 = 5,19$; $p < .05$).

b) renforcement visuel (situation V)

- *Apprentissage*

L'apparition de l'image du sujet lors des appuis sur le PR incite de nouveau les oiseaux à y séjourner de manière prolongée (fig. 7).

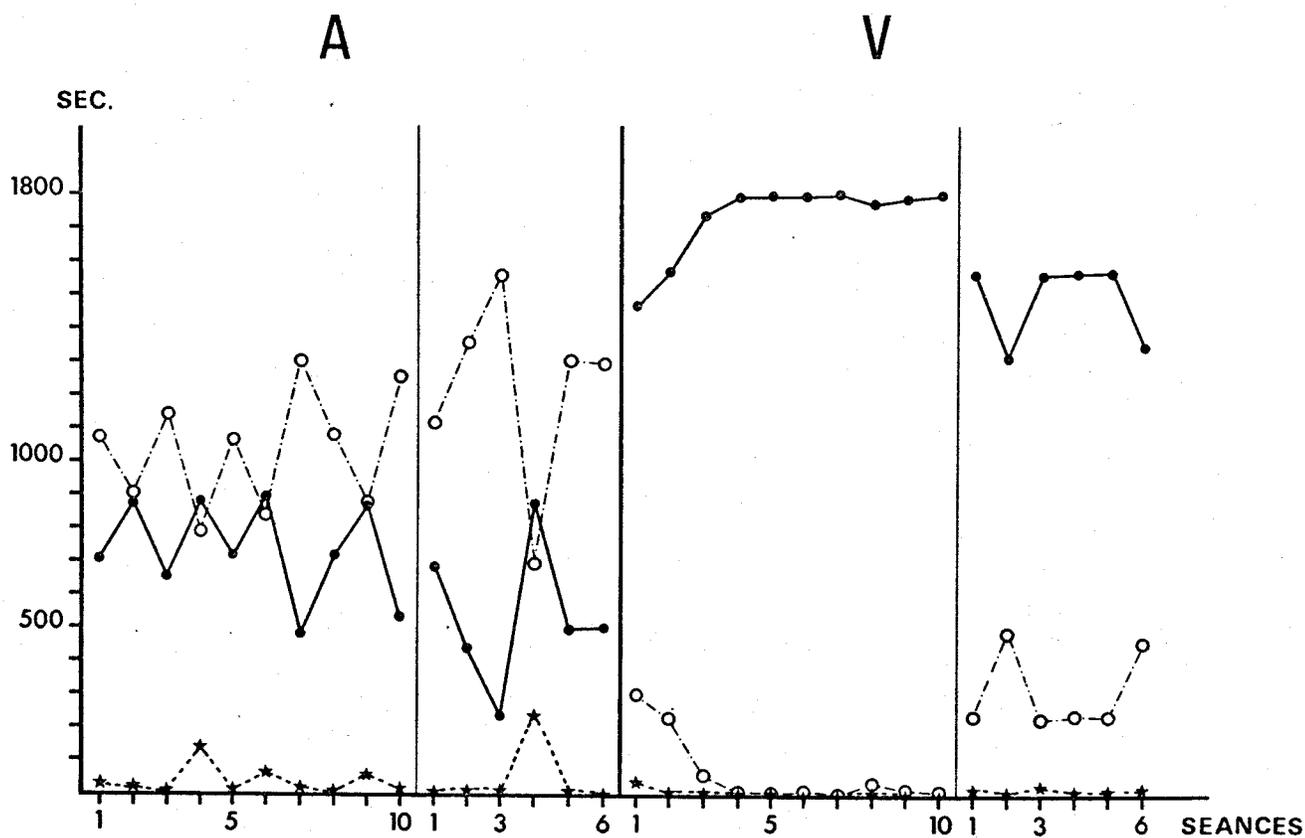


Figure 7 : Sous-groupe "b" : apprentissages successifs renforcés par les stimulus auditifs (A) et par les stimulus visuels (V).

Noter comme précédemment la différence de valeur renforçatrice des stimulus auditifs et visuels.



Dès la première séance, la durée moyenne d'appui sur le PR est très élevée (1463,7 sec) et celle-ci augmente rapidement pour atteindre le troisième jour une valeur proche du maximum, traduisant ainsi un choix très significatif de ce perchoir ($F(1,7) = 349,25$; $p < .001$). Le THP se maintient à un niveau faible durant toute cette série expérimentale.

Les nombres d'appuis sur les perchoirs sont beaucoup plus faibles que dans la situation précédente ($X^2 = 162,57$; $p < .001$) et ne diffèrent pas significativement selon le perchoir ($X^2 = 0,33$; NS).

- *Extinction*

Les durées d'appui sur le PR diminuent de manière sensible au profit du PNR (Tableau V), cependant la différence entre les perchoirs reste significative ($F(1,7) = 12,70$; $p < .001$). Le critère d'extinction n'est pas atteint au terme des six séances. Par ailleurs, l'activité des oiseaux n'est pas modifiée lors de cette phase d'extinction.

L'analyse de variance que nous avons réalisée sur les phases d'apprentissage de cette série d'expériences (V + A ; V ; A) ne fait apparaître aucune différence significative entre les deux sous-groupes ($F(1,14) = 1,60$; NS). L'ordre de présentation des renforcements n'influe donc pas sur les résultats.

L'étude du facteur perchoir met en évidence un choix significatif dans chacune des conditions où la vision intervient en tant que renforcement, alors que ce choix n'est jamais significatif quand c'est l'audition qui constitue le renforcement. Le statut du PR est cependant significativement différent entre les conditions V + A et A ($F(1,14) = 35,16$; $p < .001$) et entre les conditions V et A ($F(1,14) = 22,36$; $p < .01$), alors qu'aucune différence n'apparaît entre les conditions V + A et V sur ce facteur ($F(1,14) = 0,43$; NS). Le choix systématique du PR dépend donc bien de la nature du renforcement, c'est-à-dire en fait, de la présence ou de l'absence des stimulus visuels (Interaction Perchoir - Condition expérimentale : $F(2,28) = 27,79$; $p < .01$). L'absence de ces stimulus entraîne une modification importante de la réponse des sujets.

V+A vs V

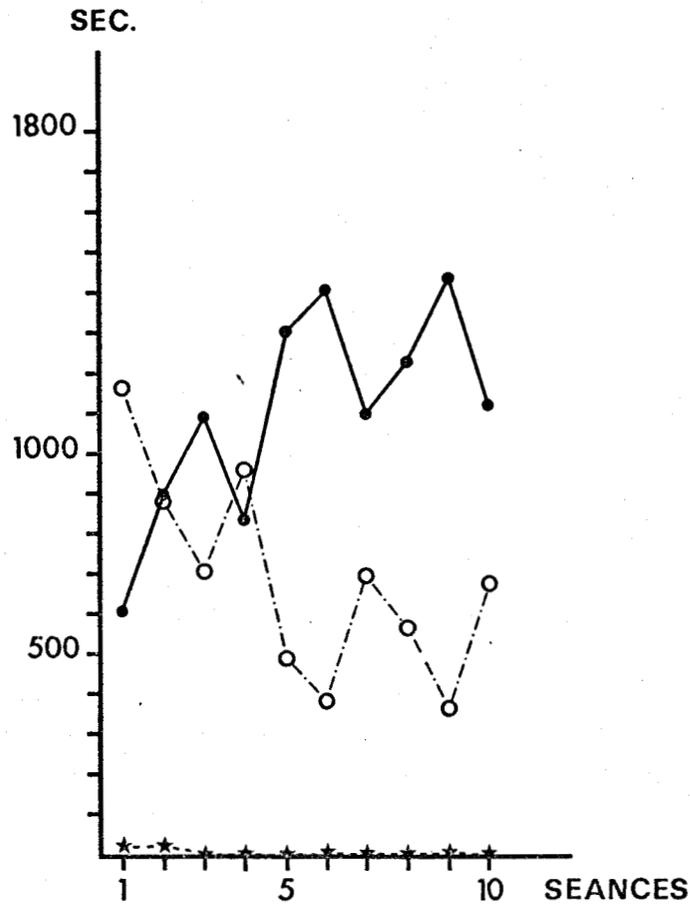


Figure 8 : Evolution des durées d'appui sur deux perchoirs dont l'un est renforcé par les stimulus visuels et auditifs émanant du partenaire du couple, et l'autre par les seuls stimulus visuels.

Les oiseaux manifestent une préférence nette pour le perchoir renforcé par la combinaison des deux stimulus. Cette préférence n'apparaît cependant qu'au cinquième jour de l'expérience et n'atteint pas le seuil de signification statistique de .05.

●—● : moyennes des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir renforcé par V + A.

○- - -○ : moyennes des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir renforcé par V.

- - - : temps passé hors des perchoirs.

III - INFLUENCE DE L'ASSOCIATION DES STIMULUS AUDITIFS AUX STIMULUS VISUELS.

=====

Les expériences précédentes ne nous ont pas permis de différencier de manière significative les effets renforçateurs des stimulus visuels (artificiellement présentés seuls), de ceux de l'association des stimulus visuels et auditifs (plus proches de la situation naturelle). Ceci nous a incités, en raison du statut ambigu de l'audition du partenaire, à tester dans une quatrième expérience, la capacité des oiseaux à effectuer une discrimination entre ces deux renforcements.

PROCEDURE

Nous avons placé les oiseaux dans une situation où l'appui sur l'un des perchoirs est renforcé uniquement par la vision du partenaire (perchoir V), tandis que l'appui sur l'autre perchoir, également renforcé par le stimulus visuel, permet en outre l'échange de vocalisations avec le partenaire du couple (perchoir V + A).

RESULTATS

Les données numériques (fig. 8) montrent que les oiseaux établissent progressivement, au cours des séances, un choix préférentiel du perchoir renforcé par les deux modalités sensorielles ($F(9,135) = 2,12$; $p < .05$). Les stimulus auditifs provenant du partenaire ajoutent une valence positive aux stimulus visuels, sans cependant que cette différence soit significative ($F(1,15) = 3,09$; NS). (Durée moyenne des appuis sur le perchoir V + A = 1104 sec ; sur le perchoir V = 689 sec. Nombre total d'appuis sur le perchoir V + A = 228 ; sur le perchoir V = 168 ; $\chi^2 = 9,09$; $p < .01$). L'absence de signification statistique des différences résulte vraisemblablement de la variabilité intersujet dans les comportements et de la difficulté de la tâche (discrimination entre deux renforcements très positifs).

IV - CONCLUSION

=====

L'ensemble de ces résultats peut être résumé comme suit :

Les Inséparables se sont montrés capables d'acquérir la réponse instrumentale de perchage leur permettant d'obtenir les stimulus émanant des partenaires de l'espèce. L'acquisition et l'extinction de la réponse, évaluées par les durées de perchage, s'effectuent progressivement au cours des séances expérimentales : il s'agit donc bien d'un véritable apprentissage.

Un tel apprentissage confirme l'existence, chez les Inséparables, d'un besoin social qui les incite à rechercher les stimulus provenant d'un congénère. Nous avons montré que les durées de perchage sont maximales quand la vision de leur image constitue en totalité ou en partie la stimulation renforçatrice : lorsque la vision est le seul stimulus associé à la réponse opérante, les durées de perchage sont très proches de celles de l'expérience I où la réponse est renforcée à la fois par la vision et par l'audition. Ce sont donc ces stimulus visuels, assimilables à la vision d'un congénère, qui répondent le plus adéquatement au besoin social.

L'interprétation des résultats concernant la modalité auditive soulève un certain nombre de difficultés. En effet, nous savons que l'audition des vocalisations d'un partenaire provoque des réponses motrices d'approche vers la source sonore. En outre, la présentation du couple de stimulations "Vision et Audition" apparaît comme un renforcement très positif et la comparaison avec les résultats obtenus lors de la présentation de la "Vision seule" montre que la présence de "l'audition du partenaire" n'entraîne pas une diminution de la performance. Au contraire, une expérience exigeant de l'oiseau une discrimination entre ces deux situations, semble mettre en évidence l'établissement, au cours des essais, d'un choix préférentiel du perchoir permettant d'obtenir à la fois la vision et l'audition du partenaire par rapport au perchoir renforcé par la vision seule.

Pourtant, présentée seule, l'audition du partenaire du couple semble provoquer un évitement du perchoir renforcé. Cet évitement est confirmé par l'absence d'extinction après suppression du renforcement auditif. On sait, en effet, que l'extinction d'un conditionnement dont le renforcement est aversif est beaucoup plus longue que celle d'un conditionnement positif.

Pour expliquer ces résultats, on peut d'abord envisager l'existence d'un lien causal entre une augmentation de l'activité générale des oiseaux et la diminution des durées de perchage en présence des stimulus auditifs : en effet, si l'audition des cris provoque l'envol, l'oiseau quittera, après un bref appui, celui des perchoirs entraînant l'émission sonore. On observe, de fait, que l'audition des vocalisations du partenaire entraîne une activation générale indiquée par le nombre plus important de changements de perchoirs, surtout lorsque ce type de stimulus est seul présent.

Deux arguments nous permettent cependant d'écarter cette interprétation. En premier lieu, dans la condition où les oiseaux ont à choisir entre un perchoir renforcé par la vision et un autre renforcé par la vision et l'audition, les données numériques montrent qu'ils séjournent plus longtemps sur le perchoir où sont également présentées des stimulations auditives (V + A) (Expérience IV). En second lieu, l'activité de l'oiseau est plus fréquemment orientée vers le perchoir renforcé par le couple de stimulations visuelle et auditive que vers le perchoir non renforcé au cours de l'expérience I. De la même façon, dans l'expérience II en situation A, on note autant d'appuis sur le PNR que sur le PR, les sujets quittent donc aussi souvent le perchoir silencieux que l'autre. Ainsi l'évitement du perchoir renforcé par l'audition seule ne peut résulter uniquement d'un accroissement de l'activité générale de l'oiseau.

Une seconde hypothèse, pour expliquer cet évitement du perchoir associé aux stimulations auditives, concerne la nature des vocalisations émises par le partenaire du sujet. L'oiseau "répondeur", placé en situation

d'isolement, émet une majorité de cris sociaux, mais ceux-ci sont mélangés selon un rythme variable à un certain nombre de cris d'alarme et de cris agressifs. C'est l'audition de ces cris (auxquels on attribue généralement une valence négative) qui pourrait être évitée par les oiseaux. Il est donc nécessaire, dans d'autres expériences, d'éliminer ces cris et de ne provoquer, lors des appuis sur le perchoir renforcé que l'audition de cris de contact social.

Une troisième hypothèse fait appel aux théories générales du conditionnement. Dans les situations que nous avons étudiées, l'audition du partenaire est toujours réalisée après une série expérimentale dans laquelle le renforcement visuel intervient au moins partiellement (V + A ou V). Or, selon Mackintosh (1974), l'effet de contraste entre la présentation d'un renforcement fortement positif suivie, dans la même situation, de la présentation d'un renforcement faiblement positif, peut provoquer un évitement. On peut donc imaginer que l'audition du partenaire possède réellement une valeur positive, comme le laissent supposer les résultats de l'expérience décrite ci-dessus où les oiseaux avaient la possibilité de choisir entre l'association V + A et la seule vision du partenaire. L'évitement observé en situation "Audition seule" ne serait alors dû qu'à l'effet de contraste entre V et A.

Enfin, nous pouvons envisager une dernière hypothèse qui fait également appel aux théories du conditionnement, mais se réfère aux mécanismes mêmes d'acquisition de la signification du cri social.

On sait, en effet, que la suppression d'un renforcement positif dans une procédure de conditionnement opérant peut entraîner un évitement (Wagner, 1969). Or, nous avons montré que l'audition des vocalisations du partenaire du couple provoque un évitement. On peut donc faire l'hypothèse que les oiseaux placés en condition "Audition seule" se trouvent en fait dans une situation de suppression d'un renforcement positif. Les résultats décrits plus haut permettent de penser que celui-ci est constitué par la vision du partenaire. Les vocalisations des congénères apparaissent alors comme un signal annonçant qu'une réponse opérante doit permettre

d'obtenir le renforcement. Celui-ci n'apparaissant jamais dans ce type particulier de situation, l'évitement observé pourrait être dû à un phénomène de frustration.

On peut alors se demander si cet évitement est dépendant de l'identité du répondeur, en l'occurrence le partenaire du couple, ou si il est généralisable à d'autres membres de l'espèce. L'utilisation du partenaire du couple pose en outre un autre problème. En effet, nous avons déjà signalé que chaque membre du couple était alternativement sujet et répondeur dans les situations où l'audition intervenait en tant que renforcement ; il était donc placé alternativement dans la cage expérimentale, où ses réponses motrices lui permettaient d'agir sur le renforcement, et dans la cage insonore, où, au contraire, il ne pouvait qu'entendre son partenaire et lui répondre, sans aucune possibilité de contrôle sur l'apparition du renforcement. Ceci peut interférer avec les résultats et nous nous attacherons, dans une étape suivante, à déterminer l'influence de cette procédure.

CHAPITRE IV

EVITEMENT DES VOCALISATIONS.

Les résultats de la série expérimentale précédente mettent clairement en évidence la différence de valeur entre la vision et l'audition d'un partenaire dans une situation de conditionnement instrumental. Cependant, à ce stade de l'expérimentation, il n'est pas possible de choisir entre les différentes hypothèses, émises à la fin du chapitre précédent, pour expliquer l'évitement probable des stimulus auditifs provenant du partenaire du couple. Les expériences présentées ici devraient donc permettre :

- 1) de démontrer avec certitude un évitement des stimulus vocaux.
- 2) de tester la valeur renforçatrice des vocalisations dont les éléments pouvant présenter un caractère négatif ont été éliminés.
- 3) d'exclure l'effet de contraste en utilisant des sujets n'ayant jamais associé préalablement la *réponse instrumentale* avec la vision du partenaire.
- 4) d'étendre nos résultats à l'ensemble des partenaires de l'espèce.

I - EVITEMENT DES VOCALISATIONS D'UN PARTENAIRE DE L'ESPECE.

=====

Dans cette expérience, les sujets ont la possibilité de déclencher l'audition d'un partenaire de l'espèce, dans une situation expérimentale qui, pour eux, n'a jamais été associée à la présentation des stimulus visuels.

PROCEDURE

Huit oiseaux jeunes (d'âges compris entre trois et six mois) formant un groupe stable ont été utilisés dans cette expérience. Le dispositif expérimental est le même que celui utilisé lors des expériences précédentes, mais cette fois, les oiseaux ne sont plus alternativement sujets

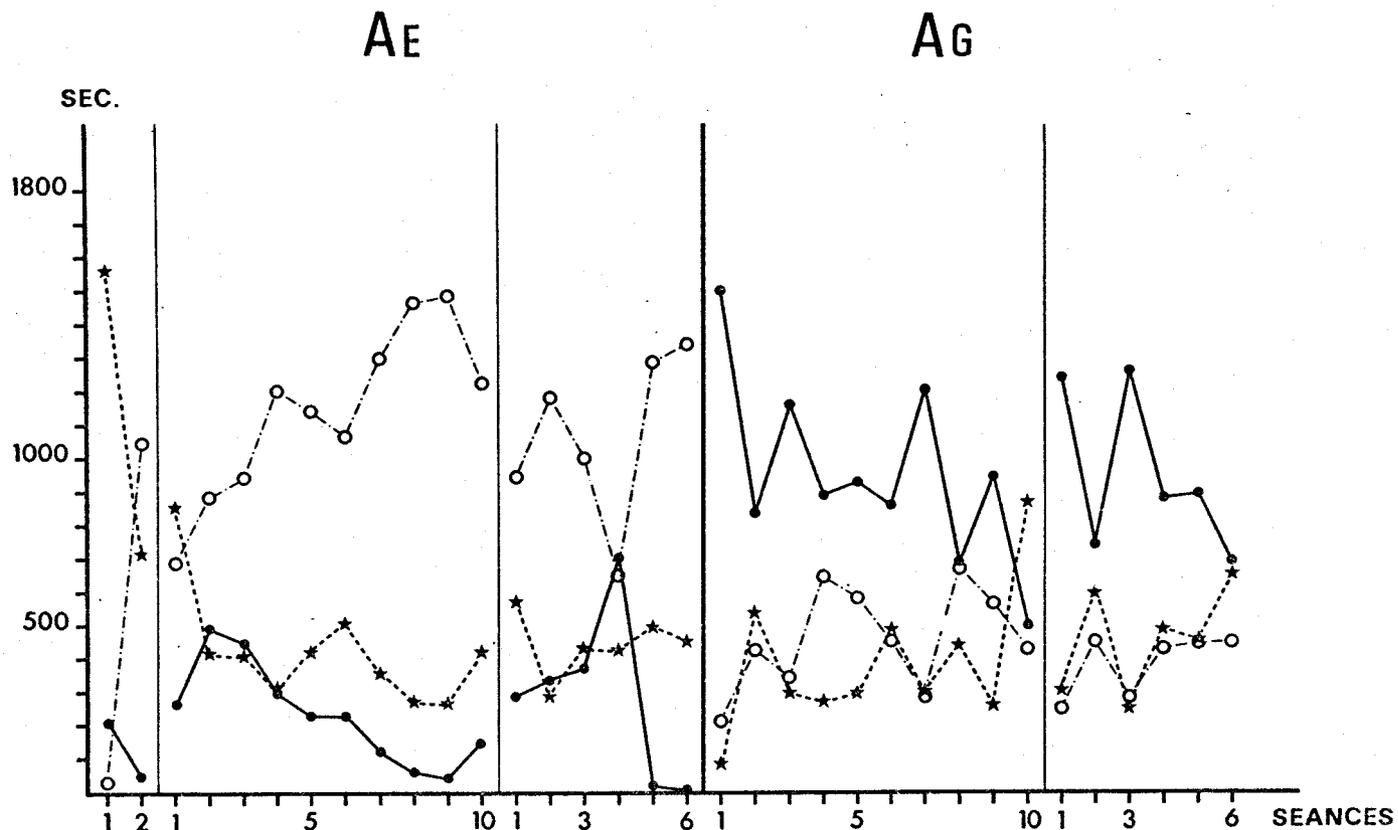


Figure 9 : *Evitement des vocalisations de partenaires de l'espèce ne faisant pas partie du couple.*

Les durées moyennes d'appui sur le perchoir renforcé diminuent lorsque celui-ci permet l'audition d'un partenaire inconnu (AG). Noter également, dans la deuxième expérience, la nette diminution des durées d'appui sur le perchoir qui permet l'audition d'un partenaire du groupe (AG).

- : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir renforcé.
- - -○ : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir non renforcé.
- *- - -* : temps passé hors des perchoirs.



et "répondeurs". Ce rôle de répondeur est confié à plusieurs Inséparables faisant partie d'un autre groupe et inconnus des sujets. Ils séjournent dans la cage insonore individuellement et selon un ordre aléatoire, de manière à éviter les phénomènes parasites liés par exemple à l'identification, grâce aux vocalisations, du sexe du répondeur. Cette procédure permet d'éliminer l'objection concernant les expériences relatées au chapitre II où chaque oiseau était alternativement sujet et répondeur.

RESULTATS

1) Audition d'un partenaire spécifique étranger au groupe.

- *Apprentissage*

La figure 9 montre la performance moyenne des huit sujets. La durée moyenne des appuis sur le PR est inférieure à celle réalisée sur le perchoir neutre et cette différence est significative ($F(1,7) = 16,23$; $p < .01$) (Tableau V). En outre, les durées d'appui sur le PR diminuent de 34,6 % entre les cinq premiers jours et les cinq derniers jours, tandis que, dans le même temps, elles augmentent de 34,5 % sur le PNR. Cette évolution, au cours des essais, est significative sur le PNR ($F(1,7) = 13,36$; $p < .01$) : l'évitement ainsi mis en évidence est le résultat d'un apprentissage.

Au cours de cette série expérimentale, le THP demeure à un niveau relativement constant et élevé (Tableau V). Le nombre des appuis est considérable et dépasse largement le chiffre enregistré lors des situations "audition seule" précédemment décrites (Tableau VI). Cette activité est nettement orientée vers le PNR ($\chi^2 = 130,11$; $p < .001$).

- *Extinction*

L'absence du renforcement lors de la phase d'extinction n'entraîne pas de modification importante des durées d'appui et la différence entre les deux perchoirs reste significative ($F(1,7) = 9,26$; $p < .05$). Il y a donc, cette fois encore, persistance de l'évitement du perchoir précédemment renforcé.



	Audition Etranger		Extinction Etranger		Audition Partenaire du groupe		Extinction Partenaire du groupe	
	PR	PNR	PR	PNR	PR	PNR	PR	PNR
Durée moyenne d'appui	234,3	1142,1	284,5	1068,6	952,6	461,7	954,4	386,2
Nombre total d'appuis	524	1964	84	292	1967	397	307	59

Tableau VI : *Durée moyenne et nombre total d'appuis lorsque ceux-ci permettent l'audition des vocalisations d'un partenaire ne faisant pas partie du couple.*

Noter le nombre élevé d'appuis dans ces situations où l'audition constitue le seul renforcement. Le nombre total d'appuis est calculé sur dix séances pour les apprentissages et sur six séances pour les extinctions.

On enregistre une forte diminution du nombre d'appuis sur les deux perchoirs ($X^2 = 111,34$; $p < .001$), mais les préférences enregistrées au cours de l'apprentissage persistent ($X^2 = 115,06$; $p < .001$).

2) Audition d'un partenaire du groupe.

L'expérience précédente confirme clairement l'existence d'un évitement des vocalisations d'un congénère. Afin de compléter notre analyse, nous avons choisi de tester la valeur des vocalisations d'un partenaire du groupe. Ainsi que nous l'avons montré plus haut (chapitre II), celles-ci provoquent des réponses motrices d'intensité intermédiaire entre celles engendrées par les signaux vocaux du partenaire du couple et par ceux d'un partenaire inconnu. Pour cela, les mêmes oiseaux sont placés dans une situation semblable à la précédente, mais le renforcement est constitué par l'audition des vocalisations d'un membre du groupe testé.

Le partenaire du groupe est placé dans la cage insonore. Tous les oiseaux sont de nouveaux sujets, mais également à plusieurs reprises "répondeurs". Comme précédemment, pour éviter les problèmes liés à l'identification vocale du sexe, nous avons effectué un roulement dans l'ordre de passage des animaux.

Durant cette expérience, le rôle des perchoirs est inversé et c'est le perchoir précédemment non renforcé qui déclenche l'apparition du renforcement.

- *Apprentissage*

Les durées de perchage sur le PR restent généralement supérieures à celles enregistrées sur le PNR (Tableau VI). La différence n'est cependant pas significative ($F(1,7) = 2,61$; NS). Une diminution importante des durées d'appui est enregistrée sur le PR entre les cinq premiers et les cinq derniers jours, et cette évolution est significative ($F(1,7) = 9,85$; $p < .05$). Dans le même temps, le THP augmente de 61 % ($F(9,63) = 2,34$; $p < .05$) indiquant une tendance à l'évitement des deux perchoirs.

Le nombre des appuis augmente de manière considérable dès les premiers jours pour retrouver un niveau comparable à celui enregistré au

cours de l'apprentissage précédent. L'activité est cette fois orientée vers le même perchoir que précédemment ($X^2 = 1042,7$; $p < .001$), c'est-à-dire le perchoir renforcé.

- *Extinction*

Les tendances notées au cours de l'apprentissage subsistent, c'est-à-dire :

- . Durée moyenne d'appui supérieure sur le PR. La grande dispersion des mesures ne permet pas d'atteindre le seuil de signification statistique de .05.
- . Augmentation du THP de 38,3 % entre les trois premiers et les trois derniers jours ($F(1,7) = 1,14$; NS). Le dernier jour, les oiseaux passent autant de temps sur chacun des perchoirs qu'en dehors de ceux-ci ; plus aucun choix n'est effectué.
- . Nombre d'appuis toujours orienté vers le perchoir précédemment renforcé ($X^2 = 168,04$; $p < .001$).

Le choix du perchoir renforcé au cours de la deuxième phase d'apprentissage peut probablement être relié aux conditions expérimentales. En effet, il faut remarquer qu'à la fin de la première extinction, les oiseaux continuent à éviter le perchoir renforcé. Lors de la seconde expérience, le perchoir précédemment renforcé devient non renforcé, mais conserve, au moins en partie, sa valence négative, tandis que l'autre perchoir n'acquiert que progressivement une valeur négative. C'est finalement une tendance à l'évitement généralisé des deux perchoirs qui est mise en évidence à l'issue de ces deux séries expérimentales.

DISCUSSION

A l'issue de la deuxième extinction, les sujets n'effectuent plus de choix et passent autant de temps en dehors que sur l'un ou l'autre des perchoirs. A la suite de ces deux expériences, dans lesquelles les deux perchoirs ont été successivement renforcés, les oiseaux évitent donc l'ensemble de la situation expérimentale.

L'audition d'un partenaire quelconque, connu ou inconnu, provoque, tout comme l'audition du partenaire du couple, un évitement du perchoir renforcé. L'identification du répondeur à partir de la composante individuelle des vocalisations n'a donc aucune influence sur cet évitement. On peut ainsi généraliser la valeur négative des vocalisations à l'ensemble des congénères. En outre, il apparaît que le fait de séjourner ou non dans la cage insonore n'influe pas sur les performances des sujets. Il est donc probable que les sujets utilisés dans la première série expérimentale (chapitre II) ont rapidement appris à effectuer une discrimination entre la cage insonore et la cage expérimentale.

Enfin, l'audition du partenaire est évitée, qu'elle soit présentée à des oiseaux naïfs ou à des oiseaux ayant connu, dans la même situation expérimentale, un renforcement positif. L'évitement observé n'est donc pas dû à un effet de contraste, mais bien à la valeur négative des vocalisations.

II - EVITEMENT DES CRIS DE CONTACT SOCIAL.

=====

Les expériences que nous allons décrire ici sont destinées à tester la valeur renforçatrice des vocalisations dont les éléments pouvant avoir un caractère négatif ont été éliminés. Ce sont donc uniquement des cris de contact social enregistrés sur magnétophone qui constituent le renforcement de la réponse instrumentale d'appui.

Cependant, sans exclure totalement la possibilité d'un effet aversif de certains types de vocalisations, nous avons voulu tester plus particulièrement l'hypothèse d'une frustration. Dans ce but, nous avons réalisé une situation susceptible de mettre ce phénomène en évidence. Les stimulus auditifs ont donc été présentés à un rythme constant, relativement rapide, et ont été diffusés à un niveau sonore correspondant aux vocalisations d'un partenaire très proche et donc normalement visible.

De fait, si les cris de contact social constituent le signal précédant l'apparition d'un partenaire, ils seront, dans cette situation, progressivement et fortement évités. Si, au contraire, ces cris possèdent

pour un oiseau isolé une valeur renforçatrice positive, la durée des appuis sur le perchoir renforcé devra augmenter.

PROCEDURE

Dix oiseaux ont été utilisés : 5 adultes (âgés de plus d'un an), dont un seul couple, et 5 jeunes non accouplés (d'âges compris entre trois et six mois). Les cris de contact social retenus comme agents renforçateurs proviennent d'un oiseau vivant dans la même pièce que les sujets expérimentaux, mais qui en était isolé visuellement dans une cage particulière. Le niveau spontané de perchage a été déterminé en plaçant les sujets dans la cage expérimentale sans renforcer les appuis, 60 mn (3600 sec) par jour, deux jours de suite ; on définit ainsi pour chaque oiseau un perchoir préféré. Lors de la première série expérimentale, c'est l'appui sur le perchoir non préféré qui est renforcé par la mise en route du magnétophone et la diffusion des cris. Dans la deuxième expérience, la fonction des perchoirs est inversée : l'appui sur le même perchoir que précédemment arrête le magnétophone qui diffuse continuellement les cris de contact.

Au cours de chaque séance de conditionnement, les oiseaux sont introduits une heure dans la cage expérimentale, une fois par jour, chacun des apprentissages durant neuf jours. Une période de repos de dix jours est laissée aux oiseaux entre les deux apprentissages.

RESULTATS

EXPERIENCE I

Dans cette expérience, le perchoir renforcé déclenche l'émission répétitive des cris de contact dans le haut-parleur, tant que l'oiseau y est perché. Au cours des premières séances expérimentales, tous les oiseaux alternent leurs appuis sur les deux perchoirs et entendent donc un certain nombre de cris de contact. L'audition de ces cris déclenche, d'une part une réponse vocale (émission de cris de contact), et d'autre part une réaction d'approche vers le haut-parleur au cours de laquelle les vocalisations peuvent se poursuivre. Les réactions d'approche diminuent au cours d'une

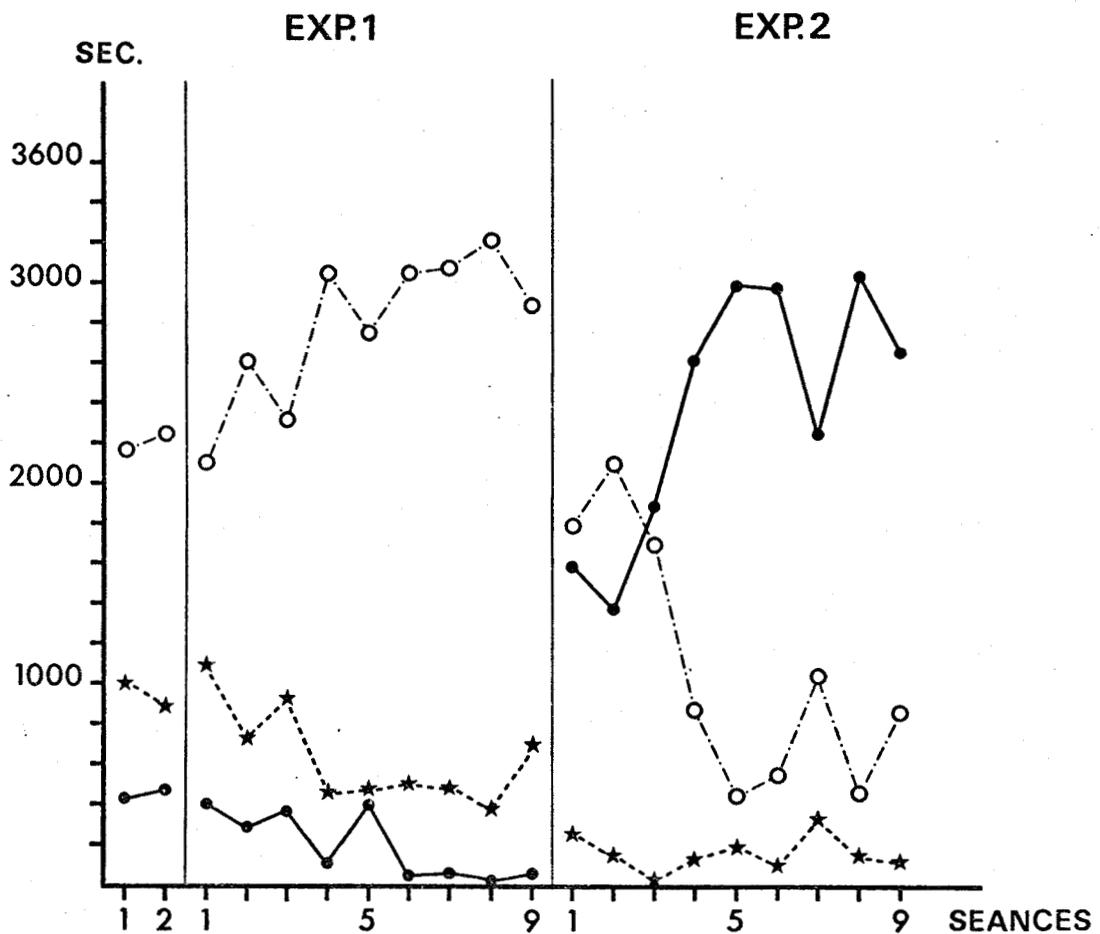


Figure 10 : *Evitement des cris de contact social.*

EXP. 1 : L'appui sur le perchoir renforcé déclenche l'émission de cris de contact enregistrés. Remarquer la diminution des durées d'appui sur le perchoir qui permet l'audition de ces cris.

EXP. 2 : Dans cette expérience le magnétophone diffuse continuellement les cris de contact. L'appui sur le perchoir renforcé permet d'en arrêter l'émission. Noter, après une égalisation des durées d'appui durant les trois premiers jours, le choix net du perchoir qui arrête la diffusion des cris de contact.

Même légende que figure 9.

séance et disparaissent totalement en quelques jours. Ce phénomène sera étudié plus en détail et quantifié dans des expériences ultérieures.

La durée moyenne de perchage sur le PR, par séance, diminue rapidement au cours des séances jusqu'à pratiquement s'annuler vers le sixième jour (fig. 10). Corrélativement, la durée moyenne de perchage sur le PNR augmente progressivement ($F(8,64) = 3,19$; $p < .01$). Ce choix préférentiel du perchoir neutre est hautement significatif ($F(1,8) = 68,22$; $p < .001$). Les valeurs du paramètre durée sont très comparables pour les adultes et pour les jeunes (Tableau VII). Les adultes ont une activité assez faible, alors que les jeunes oiseaux présentent une activité importante ($X^2 = 130$; $p < .001$). La comparaison des nombres d'appuis sur chaque perchoir confirme le choix préférentiel du PNR par les sujets ($X^2 = 47,8$; $p < .001$) (Tableau VII). Ces résultats montrent que les oiseaux évitent le perchoir qui entraîne l'émission des cris de contact.

EXPERIENCE II

Afin de confirmer que les oiseaux effectuent bien un évitement actif de l'audition des cris de contact, les mêmes sujets sont soumis à un second apprentissage au cours duquel les conditions expérimentales sont inversées : les cris de contact sont émis continuellement et l'appui sur le perchoir renforcé, qui reste le même que précédemment, en arrête la diffusion.

Dès la première séance, la durée moyenne de séjour sur chacun des deux perchoirs tend à être équivalente (fig. 10). Au cours des séances suivantes, les durées d'appui se différencient progressivement au profit du perchoir renforcé par l'interruption des cris (F relatif aux séances : $F(8,64) = 3,90$; $p < .001$; F relatif au choix du perchoir : $F(1,8) = 7,14$; $p < .05$).

Les oiseaux se perchent significativement plus souvent sur le PR ($X^2 = 91,6$; $p < .001$) et, comme dans la première expérience, il existe une différence très marquée entre les jeunes et les adultes ($X^2 = 1467,6$; $p < .001$). L'activité des adultes reste faible, alors que celle des jeunes oiseaux double par rapport à la première expérience ($X^2 = 409,8$; $p < .001$) (Tableau VII).

		Expérience I		Expérience II	
		PR	PNR	PR	PNR
Durée moyenne d'appui	Ad	60	3466	1844	1718
	J	322	2090	2884	478
	Moy	191	2778	2364	1099
Nombre total d'appuis	Ad	293	400	217	164
	J	498	691	1427	975
	Moy	791	1091	1644	1139

Tableau VII : *Evitement des cris de contact enregistrés.*

Noter, dans l'expérience I, la très faible durée moyenne d'appui sur le perchoir qui permet l'audition des cris de contact, et au contraire, le choix du perchoir renforcé par l'arrêt du magnétophone dans la deuxième expérience. La distinction jeunes-adultes ne fait pas apparaître de différence dans le choix des perchoirs.

L'audition des cris de contact provoque une intense activité chez tous les sujets. Cependant, ce sont les jeunes oiseaux qui manifestent l'activité la plus importante, notamment dans la deuxième expérience.

Ad : adultes ; J : jeunes ; Moy : moyenne.



Ces deux expériences démontrent clairement que les Agapornis évitent l'audition des cris de contact de l'espèce. L'établissement de cette réponse d'évitement s'effectue progressivement au cours des séances, montrant qu'il s'agit d'un phénomène d'apprentissage.

DISCUSSION

L'ensemble de ces résultats permet de mieux comprendre le rôle et la valeur des vocalisations dans les phénomènes d'attraction sociale chez l'Inséparable à face rose. En effet, ces deux séries expérimentales montrent que les vocalisations d'un partenaire de la même espèce sont toujours évitées dans ce type de situation, et cela indépendamment de la composante individuelle et de la valeur éthologique du stimulus sonore diffusé. Les vocalisations, et en particulier le cri de contact ne constituent donc pas des renforcements positifs, mais bien au contraire, ils deviennent, dans le contexte expérimental où sont placés les oiseaux, le signal conditionnel de la suppression du renforcement. Les résultats de la série expérimentale précédente (chapitre III) montrent que ce renforcement est vraisemblablement constitué, dans la situation naturelle, par la vision du partenaire. Il est donc probable, ainsi que nous en avons fait l'hypothèse, que l'évitement observé dans les situations expérimentales décrites ci-dessus est dû à un phénomène de frustration lié à la non présentation du renforcement visuel.

Il faut remarquer que ces deux derniers groupes d'oiseaux effectuent leur apprentissage dans une situation expérimentale à laquelle n'a été associé, au préalable, aucun renforcement, et notamment aucun renforcement visuel. Or, pour Gray (1975), la frustration est provoquée par l'omission d'une récompense après une réponse qui a préalablement été récompensée dans "l'histoire" de l'animal. Il s'avère donc que la valeur informative des vocalisations, en tant que signal associé au renforcement visuel, préexistait aux situations expérimentales utilisées dans notre étude.

Un autre résultat intéressant à noter est l'importante augmentation d'activité enregistrée dans ces expériences, ainsi que dans celles relatées dans le chapitre III, lors de la diffusion du stimulus auditif. L'augmentation constatée chez les jeunes est considérablement plus élevée que chez les adultes. Ceci a déjà été signalé à l'issue de la série expérimentale où seul le cri de contact était présenté, mais est encore plus évident quand l'on compare les performances des jeunes et des adultes lorsque c'est l'ensemble des vocalisations, en direct, qui constitue le renforcement (X^2 relatif à la différence Jeunes - Sous-groupe "a", situation A : $X^2 = 1051,04$; $p < .001$; X^2 relatif à la différence Jeunes - Sous-groupe "b", situation A : $X^2 = 1122,72$; $p < .001$).

Cette liaison entre l'audition des vocalisations et l'augmentation d'activité a déjà été montrée chez de jeunes passereaux dans des conditions comparables aux nôtres (Stevenson, 1969 ; Dobson et Petrinovich, 1973 ; Stevenson-Hinde et Roper, 1975). Ceci paraît donc être un phénomène général et pourrait être relié à une élévation du niveau de vigilance. Nous reviendrons ultérieurement sur l'interprétation de ces résultats.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les résultats rapportés dans ce travail peuvent être résumés brièvement de la façon suivante :

1) Les Inséparables à face rose présentent un véritable besoin social qui les incite à rechercher les stimulus provenant d'un partenaire. Ceci se traduit, dans les conditions expérimentales que nous avons utilisées, par l'acquisition progressive d'une réponse instrumentale de perchage.

2) Ce besoin social est essentiellement satisfait par la vision d'un partenaire qui apparait comme constituant un renforcement fortement positif.

3) Le rôle des stimulus auditifs est beaucoup moins clair :

- nos résultats confirment que l'audition des vocalisations, et en particulier du cri de contact, provoque des réponses motrices d'approche vers la source sonore ainsi que l'avait signalé Wheeler (1972). En outre, nous avons pu montrer que ces réponses sont fonction de l'identité de l'émetteur.

- nous avons mis en évidence une tendance à ce que l'audition du partenaire du couple augmente légèrement la valeur positive du renforcement visuel lorsqu'elle accompagne celui-ci.

- nous avons démontré qu'inversement, dans une situation de conditionnement opérant, l'audition des vocalisations d'un partenaire, en l'absence du renforcement visuel, provoque un évitement. Cet évitement est indépendant de la composante individuelle des vocalisations et de leur signification éthologique : la diffusion répétée du cri de contact est ainsi plus fortement évitée qu'un échange direct de signaux vocaux parmi lesquels sont cependant présents un certain nombre de cris à caractère négatif.

L'ensemble de ces données nous a conduits à envisager l'intervention d'un phénomène de frustration. On sait en effet que la suppression d'un renforcement positif dans une procédure de conditionnement opérant peut entraîner un évitement (Wagner, 1969). Or, nous avons montré que le stimulus visuel constitué par la vision d'un partenaire joue le rôle d'un renforcement positif puissant. On peut donc faire l'hypothèse que les oiseaux placés en conditions "audition seule", dans laquelle le renforcement visuel ne peut jamais être obtenu, sont en fait en situation de frustration. Les vocalisations du partenaire apparaissent alors comme un simple signal annonçant qu'une réponse opérante va permettre d'obtenir le renforcement.

Ces résultats peuvent être discutés de deux points de vue, selon que l'on considère :

- la réalité du phénomène de frustration et sa généralité.
- ce que cette hypothèse apporte à certaines théories classiques concernant l'apprentissage de la signification des vocalisations intervenant dans l'attraction sociale.

I - LE PHENOMENE DE FRUSTRATION

=====

La non présentation d'un renforcement positif dans une situation préalablement associée à ce renforcement peut entraîner une frustration et provoquer un évitement chez l'oiseau. Rilling et coll. (1969) et Terrace (1971), cités par Mackintosh (1974), ont montré que l'on peut entraîner un pigeon à donner des coups de bec sur une plage colorée pour éviter un stimulus précédemment associé à la présentation de nourriture, lorsque celui-ci n'est plus suivi du renforcement alimentaire. Ce type de réponse ayant pour conséquence unique d'arrêter ce stimulus, les auteurs concluent que les coups de bec sont récompensés par l'échappement au stimulus annonçant la frustration, c'est-à-dire la non présentation du renforcement alimentaire.

Placés dans les conditions "audition seule", les Inséparables se trouvent dans une situation comparable : l'appui sur un perchoir leur

permet de contrôler l'apparition du signal annonçant la période de non renforcement. En fait ce n'est que dans la condition où le cri de contact constitue le seul stimulus et où les oiseaux apprennent à effectuer une réponse destinée à leur permettre d'échapper à la diffusion de ce stimulus que la réalité du phénomène de frustration apparaît vraiment.

A l'appui de cette hypothèse et pour tenter de l'élargir à d'autres types de vocalisations et à d'autres espèces, il convient de rappeler les quelques travaux traitant de la valeur renforçatrice des signaux vocaux.

Nous avons déjà signalé au début de ce travail les comportements contradictoires d'espèces différentes en réponse à la diffusion du chant spécifique. Il n'existe à notre connaissance que deux autres types de signaux sonores qui aient été utilisés comme renforcement dans des situations de conditionnement opérant comparables à celles que nous avons utilisées. Il s'agit du "cri de harcèlement" contre les prédateurs (mobbing call) dont Thompson (1969) a montré qu'il est évité par le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et du cri de détresse, également évité par le Choucas (*Corvus monedula*) (Morgan et Howse, 1973, 1974).

L'hypothèse que nous avons formulée pour expliquer nos propres résultats nous a incités à envisager une interprétation de certains de ces travaux en termes de frustration. En particulier, l'hypothèse de la frustration permet peut-être de résoudre la contradiction entre les résultats de Stevenson (1967, 1969), Stevenson-Hinde (1972) et de Stevenson-Hinde et Roper (1975) qui mettent en évidence chez le Pinson des arbres un léger effet renforçateur positif de l'audition du chant spécifique, et ceux de Petrinovich, Yoder et Dobson (1972) qui montrent l'évitement de ce même stimulus chez le Pinson à couronne blanche.

En effet, pour Dobson et Petrinovich (1973), la divergence de ces résultats pourrait être due à l'utilisation d'espèces différentes, mais plutôt que d'invoquer l'influence du choix de l'espèce sur les résultats, il nous paraît plus intéressant de comparer les situations expérimentales et de mettre en évidence les différences de procédure. Ainsi Stevenson-Hinde et coll. isolent les sujets de leurs expériences dans des cages insonorisées pour toute la durée du test, soit trois semaines (Stevenson, 1967). Au con-

traire, Petrinovich et coll. (1972) ne placent les Pinsons à couronne blanche dans la cage expérimentale que durant une demi-heure par jour, chaque sujet étant par la suite remis dans une volière en compagnie d'un congénère.

Les expériences de Dobson et Petrinovich (1973) permettent d'ailleurs de comparer, pour cette même espèce, les deux types de situations expérimentales décrites ci-dessus. On constate ainsi qu'un isolement de courte durée suivi de façon répétée d'un contact prolongé avec un partenaire provoque, dans une situation de conditionnement opérant dont le renforcement est la diffusion du chant de l'espèce, un évitement marqué. A l'inverse, un isolement de longue durée provoque, soit une brève augmentation des réponses suivie d'une habituation chez le Pinson à couronne blanche, soit un léger effet renforçateur positif chez le Pinson des arbres.

La théorie de la frustration permet peut-être d'envisager une interprétation nouvelle de ces résultats. En effet, Wagner (1969) a postulé que la frustration est d'autant plus importante que l'anticipation du renforcement est plus grande. Or, il est probable que si la vision du partenaire constitue le renforcement d'une réponse motrice, provoquée par les vocalisations de celui-ci, l'anticipation du renforcement sera plus grande dans le cas décrit par Petrinovich, Yoder et Dobson (1972) où, après chaque séance, l'oiseau bénéficie d'un contact prolongé avec un partenaire et peut à nouveau associer le signal et le renforcement. Au contraire, dans les cas décrits par Stevenson-Hinde (1967, 1969, 1972, 1975) et par Dobson et Petrinovich (1973), la diffusion du chant constitue le seul contact avec le monde extérieur. On peut envisager que la situation particulière d'isolement social prolongé et de privation sensorielle partielle dans laquelle sont placés les oiseaux, modifie leur niveau de motivation. La stimulation auditive n'apparaîtrait comme un renforcement positif que dans cette situation précise. Un phénomène de ce type a déjà été décrit chez des singes également isolés et privés de stimulations sensorielles. Butler (1957) a montré que dans ces conditions les singes sont capables de faire l'apprentissage d'une réponse instrumentale dont la seule conséquence est l'obtention

d'une stimulation visuelle ou auditive. Par ailleurs, l'habituation de la réponse agressive à la diffusion répétée du chant spécifique du Pinson à couronne blanche (Petrinovich et Peeke, 1973), confirme la nécessité d'associer un renforcement visuel au stimulus auditif pour maintenir un niveau de réponse élevé.

Les résultats de Thompson (1969), mettant en évidence l'évitement du "cri de harcèlement" sont peut-être explicables eux aussi par l'intervention d'un phénomène de frustration. Ce cri, normalement émis lors de l'approche agressive vers un oiseau de proie peut, selon ce même auteur, posséder à la fois des propriétés renforçatrices positives et négatives. En fait, il nous paraît important de remarquer que ce cri provoque l'approche d'autres oiseaux de la même espèce qui se joignent au premier pour harceler un oiseau de proie. On ne peut donc le considérer comme un stimulus présentant une valence entièrement négative. En outre, il n'est émis qu'en présence du prédateur et en même temps que l'oiseau effectue une approche agressive. Il n'est donc pas exclu que la vision du prédateur déclenchant la réponse agressive constitue le renforcement de celle-ci. Un fait comparable a déjà été mis en évidence chez le Poisson combattant (*Betta splendens*) par Thompson (1963).

Les différentes composantes : cri, approche des partenaires, vision du prédateur, sont nécessairement liées dans la nature ; or, dans les conditions expérimentales utilisées par Thompson (1969) chez le Pinson des arbres, le stimulus visuel n'apparaît jamais et il pourrait en résulter une frustration pour les sujets. Les différences obtenues par cet auteur entre les présentations du cri de harcèlement d'une part, d'un bruit blanc, d'autre part, tendent à confirmer cette hypothèse. Les oiseaux évitent de manière durable les cris, mais de façon très temporaire un bruit blanc ; or, dans la vie de l'oiseau, un bruit blanc n'est jamais associé de manière répétée à un quelconque renforcement, sa présentation ne produit donc que la perturbation associée à tout stimulus nouveau dans l'environnement, et il peut y avoir rapidement accoutumance. Au contraire, la plupart des cris ont été, durant la vie de l'oiseau, associés un très grand nombre de

fois à un stimulus visuel et l'extinction des comportements qu'ils provoquent ne peut être que très lente.

Les raisons de l'évitement des cris de détresse, décrit par Morgan et Howse, sont plus délicates à analyser. Le renforcement auditif proposé aux oiseaux est dans ce cas un cri normalement émis par un congénère en difficulté. Il comporte donc vraisemblablement une composante négative. On peut alors penser que la situation donnant lieu à l'audition des cris de détresse est aversive en elle-même et que des oiseaux placés dans l'impossibilité de fuir puissent apprendre à effectuer une réponse arrêtant la stimulation aversive. Cependant, il faut remarquer que, dans la nature, la majorité des espèces étudiées par Morgan et Howse (Corvidés et Laridés) réagissent, avant leur dispersion, par une approche de la source émettrice des signaux de détresse. Ces auteurs interprètent ces comportements opposés en invoquant, comme Thompson, la possibilité que les cris possèdent, à la fois, une valeur renforçatrice positive et négative. En fait, si la valeur renforçatrice positive reste à prouver, on ne peut exclure la possibilité que la composante négative associée à ces cris, ne soit acquise que secondairement par l'association, dans la situation naturelle, du stimulus sonore avec la vision du congénère en difficulté. Dans ce cas, il est probable que l'intensité de l'évitement sera fonction de l'histoire antérieure de l'oiseau, et notamment du nombre de fois où l'association cri-vision du partenaire en difficulté aura été réalisée. A ce propos, il est significatif que Morgan et Howse signalent que tous les sujets de leurs expériences n'apprennent pas à éviter l'audition des cris de détresse. Ceci pose le problème de l'acquisition de la valeur informative des signaux sonores qui sera abordé dans la deuxième partie de cette discussion.

L'hypothèse de la frustration semble pouvoir s'appliquer à des signaux variés, ainsi que nous venons de le montrer, même si le cas des cris, et notamment des cris à caractère négatif, est beaucoup moins clair et nécessite de nouvelles études. Toutefois, dans tous ces cas, le stimulus auditif voit son rôle en partie réduit à celui d'un simple signal conditionnel dont la signification est liée à l'histoire de l'oiseau. Ce point

de vue est corroboré par les expériences de Ginsburg (1960) chez la Perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*). Cet auteur obtient une augmentation de la fréquence du gazouillis (chirp), qui n'est pas normalement associé avec la prise de nourriture, s'il en fait suivre les émissions spontanées par un renforcement alimentaire : un conditionnement instrumental de l'émission vocale peut donc en modifier la signification.

Des études complémentaires, réalisant une association artificielle entre un stimulus sonore non naturel et un renforcement visuel, devront être effectuées afin de tester la valeur de notre hypothèse, à la fois chez l'adulte et chez le jeune.

II - APPRENTISSAGE DE LA SIGNIFICATION DES SIGNAUX SONORES

L'assimilation du stimulus auditif à un signal conditionnel implique l'existence d'un processus d'apprentissage permettant à l'oiseau d'associer ce signal sonore à un renforcement, c'est-à-dire, en fait, de lui attribuer une signification. Cette conception est en contradiction avec la notion traditionnelle de "déclencheur social", lié de manière innée à une réponse précise (Lorenz, 1937 ; Tinbergen, 1959) ; en outre, elle pose le problème des relations entre l'apprentissage de la structure physique et celui de la signification des signaux vocaux.

Il a été montré, chez plusieurs espèces d'oiseaux, qu'un certain nombre d'éléments du répertoire, et notamment le chant, n'apparaissent pas d'emblée, mais évoluent au cours de l'ontogénèse. Cette évolution est le résultat d'un apprentissage et nécessite l'audition d'un modèle durant une période critique (Nottebohm, 1969 ; Marler et Mundinger, 1971). La structure de ces vocalisations n'est donc pas innée dans ces cas et il est alors parfois possible, en présentant un modèle adéquat, de faire apprendre à un oiseau le chant d'une autre espèce (Marler, 1970 ; Marler, Mundinger, Sue Waser et Lutjen, 1972 ; Nottebohm, 1972).

Pour émettre un certain nombre de signaux sonores, l'oiseau doit ainsi, par imitation, en apprendre la structure physique. Il est donc difficile d'admettre qu'il en connaisse la signification, de manière totalement

innée, lorsqu'il les entend pour la première fois. Réciproquement, le fait que l'évolution ontogénétique de nombreux cris reste à démontrer n'implique pas que leur signification soit entièrement connue de manière innée. Cette non-innécité est d'ailleurs suggérée par la modification en fonction du contexte ou de l'identité de l'émetteur, aussi bien au chant qu'aux autres éléments du répertoire (Beer, 1976 ; Wiley, 1976). Un certain nombre de faits permettent de penser que cette variabilité de la réponse est le résultat d'un apprentissage.

A l'état adulte tout d'abord, il a été montré que la cohésion des couples de plusieurs espèces de pies-grièches africaines repose sur la production de duos qui provoquent notamment le rapprochement des partenaires du couple (Thorpe, 1975 ; Hooker et Hooker, 1969). Ces duos ne sont pas émis d'emblée de manière parfaitement synchronisée, mais nécessitent un apprentissage de la part des deux membres du couple. Ceci se fait de manière très progressive après la formation du couple et nécessite une longue période d'entraînement : chaque partenaire apprenant à reconnaître la partie du répertoire réservée à son congénère et à émettre la partie qui lui est propre. Le partenaire du couple est le seul oiseau capable de répondre de manière synchrone aux vocalisations de l'émetteur par la série correcte de notes (Thorpe et North, 1965, 1966 ; Thorpe, 1975). Il y a donc une corrélation entre l'apprentissage de la synchronisation des vocalisations et le renforcement apporté régulièrement par la réaction du partenaire.

Chez l'Inséparable à face rose, aucune étude du développement des vocalisations n'a été réalisée. Nous avons cependant un certain nombre d'arguments indirects tendant à montrer un apprentissage de la valeur individuelle des vocalisations et notamment du cri de contact social. En effet, si nos expériences ont mis en évidence que ce cri est toujours évité lorsqu'il est expérimentalement dissocié du renforcement visuel, les réactions qu'il provoque dans le contexte naturel sont, elles, modulées par l'expérience individuelle. Nous avons montré que les Inséparables identifient les vocalisations de leurs partenaires et que les réactions motrices

qu'elles provoquent sont d'autant plus marquées que les liens avec le partenaire émetteur sont plus puissants. Cette sélectivité dans la réponse des sujets ne peut s'expliquer qu'en faisant intervenir un mécanisme qui permet l'association progressive, au cours de la vie de l'oiseau, d'un partenaire particulier avec un stimulus sonore qui lui est propre.

A un stade plus précoce, on sait que des stimulations auditives peuvent déclencher des comportements d'approche chez des nidifuges nouveaux-nés. L'exposition prénatale à ces sons favorise fortement ces réactions (Evans, 1973 ; Rajecki, 1974 ; Guyomarc'h, 1974a ; Gottlieb, 1976 ; Impekoven, 1976 ; Lien, 1976), cependant, celles-ci ne semblent pas durables. En effet, Evans (1975) a pu montrer chez de jeunes goélands à bec cerclé (*Larus delawarensis*) que les réponses d'approche aux cris parentaux deviennent de moins en moins fortes après des expositions répétées à ces cris, mais ce même auteur montre que la diminution est moins rapide si les oiseaux sont exposés aux cris en présence du stimulus visuel d'empreinte. Grier (1967) avait déjà signalé que des poussins poursuivent plus longtemps un objet en mouvement, quand celui-ci émet les sons entendus avant l'éclosion, que lorsqu'il ne les émet pas. La conjonction des deux stimulus est donc nécessaire pour maintenir un niveau élevé de réponse. L'association d'un stimulus auditif au stimulus visuel d'empreinte accroît d'ailleurs l'efficacité de ce dernier, comparée à la présentation du stimulus visuel seul (Ewing, Ewing et Vanderweele, 1975 ; Brown, 1977).

Selon Cowan (1974), des poussins sont capables d'effectuer une discrimination entre deux cris de poules, mais cette discrimination n'est possible que si un des deux cris a été au préalable associé au stimulus d'empreinte. Evans (1977) précise ce phénomène chez les jeunes goélands à bec cerclé dont les colonies sont très denses et où le problème de la reconnaissance des parents par les jeunes se pose avec une particulière acuité. Pour Evans, l'association d'un cri avec un stimulus visuel familier peut conduire à une réponse sélective à ce cri lorsque les conditions de présentation des vocalisations testées sont proches des conditions naturelles, soit fréquence et niveau sonore plus élevés pour le cri présenté simultanément avec le stimulus visuel.

Guyomarc'h (1972, 1974b) a déjà postulé que la valeur informative des gloussements maternels est acquise par apprentissage et cette hypothèse a reçu un début de confirmation grâce aux expériences d'Eisener et Hoffman (1974). Ces auteurs ont montré que si la vision de l'objet d'empreinte arrête les cris de détresse chez le caneton, les stimulus acoustiques associés à cet objet n'acquièrent que progressivement cette propriété.

Ces quelques exemples mettent bien en évidence l'importance, pour le jeune, de l'association progressive du stimulus visuel avec le signal auditif, dans un premier temps pour maintenir le niveau de réponse aux vocalisations, et, ensuite, pour lui permettre d'effectuer une discrimination entre les différents signaux auditifs.

L'augmentation d'activité enregistrée lors de la diffusion des vocalisations pourrait avoir une influence sur le développement de cette association. En effet, il a été montré que l'association d'un stimulus auditif à un stimulus visuel est plus efficace que ce stimulus visuel seul dans le déclenchement des réponses d'approche chez les poussins nidifuges (Evans, 1974 ; Ewing, Ewing et Vanderweele, 1975 ; Brown, 1977). Brown (1977) interprète l'influence de la stimulation auditive par une élévation du niveau de vigilance qui provoquerait une augmentation du taux de poursuite.

Nos propres résultats, ainsi que l'analyse des données de la littérature résumées ci-dessus, nous ont incités à émettre l'hypothèse qu'un mécanisme de même nature est à l'origine de la valeur attractive des vocalisations chez les oiseaux nidifuges et chez les oiseaux nidicoles. En effet, nous avons pu mettre en évidence chez l'Inséparable, la valeur de signal conditionnel des vocalisations et, en particulier, du cri de contact, et nous avons fait l'hypothèse qu'il en est de même pour un certain nombre d'éléments du répertoire vocal d'autres espèces nidicoles. Or, nous avons déjà signalé que certains auteurs (Guyomarc'h, 1972, 1974b ; Eisener et Hoffman, 1974) postulent que la valeur attractive des stimulus auditifs est acquise par conditionnement. Nous avons également montré que l'augmentation d'activité, remarquable surtout chez les Inséparables jeunes, et enregistrée également chez d'autres espèces, est interprétée par tous les

auteurs comme résultant d'une élévation du niveau de vigilance. Nous retrouvons donc, chez les oiseaux nidicoles, un certain nombre de phénomènes liés, chez les nidifuges, à l'établissement de la valeur informative des cris.

Cette interprétation, ramenant en grande partie la valeur des stimulus auditifs à celle d'un simple signal, dont la signification ne serait acquise que progressivement par association avec un renforcement appartenant à une autre modalité sensorielle, en l'occurrence la vision, permet de mieux comprendre la variabilité des réponses à un même type de stimulus. Le chant des passereaux nous procure un excellent exemple de cette variabilité. On sait que les réponses d'approche agressive d'un mâle, occupant un territoire, à la diffusion répétitive du chant d'un mâle voisin, diminuent progressivement d'intensité (Verner et Milligan, 1971 ; Petrinovich et Peeke, 1973 ; Brooks et Falls, 1975).

Pour expliquer cette diminution de la réponse, Brooks et Falls (1975) invoquent la répétition sans renforcement d'un stimulus constant, le chant du congénère, et parlent "d'habituation". La présentation du chant d'un oiseau de la même espèce, mais étranger à la région (c'est-à-dire appartenant à un autre dialecte), provoque une augmentation importante de l'intensité de la réponse et celle-ci ne diminue que très lentement au cours de présentations successives. En outre, Falls et Brooks (1975) et Wiley et Wiley (1976) montrent que la diffusion du chant d'un mâle ou d'un couple voisin à un endroit inhabituel (par exemple du mauvais côté du territoire) provoque une réponse d'intensité égale à celle d'un chant spécifique inconnu. Il est certain que les oiseaux sont capables de distinguer les chants d'individus différents et notamment de reconnaître les chants de leurs voisins de territoire (Emlen, 1971 ; Brooks et Falls, 1975 ; Kroodsma, 1976). En fait, les oiseaux effectuent probablement une discrimination entre deux signaux susceptibles d'entraîner des renforcements différents. On sait, en effet, que l'audition d'un chant non familier représente une menace potentielle importante : il s'agit dans la plupart des cas du chant d'un mâle errant à la recherche d'un territoire (Falls, 1969), alors que

les vocalisations d'un oiseau voisin ne représentent plus qu'une menace potentielle faible, les territoires étant délimités de manière définitive au début de la saison de reproduction.

L'absence de renforcement entraîne non seulement une "habituation", c'est-à-dire l'extinction de la réaction d'approche agressive normalement liée à l'audition du chant du congénère, mais également un changement de la signification de ce signal auditif.

Il nous paraît donc injustifié d'associer systématiquement, selon un schéma entièrement inné, ainsi que le préconisait Tinbergen (1959), un signal donné avec un changement précis dans les distances inter-individuelles des sujets. En d'autres termes, l'attraction sociale ne repose pas sur des signaux provoquant toujours les mêmes réactions, mais elle résulte, au moins en partie, d'un apprentissage basé sur la valeur renforçatrice que peuvent posséder certains stimulus, apprentissage qui permet d'ajuster la réponse comportementale en fonction du contexte.

RESUME

Le but de cette étude était de préciser, chez un oiseau, l'Inséparable à face rose, le rôle et la valeur des stimulus visuels et auditifs dans les comportements d'attraction sociale.

Dans un premier temps, les principaux éléments du répertoire vocal de cette espèce ont été analysés et les réactions motrices provoquées par le cri de contact social ont été quantifiées. Il a été montré ainsi que les réponses que provoque ce cri sont modulées selon l'identité de l'oiseau émetteur.

Par la suite, un conditionnement instrumental utilisant une réponse d'appui sur un perchoir a permis de démontrer l'existence d'un besoin social, probablement à l'origine des comportements d'approche. Les stimulus visuels possèdent une forte valeur renforçatrice positive et cette valeur est encore augmentée par la présentation simultanée de l'audition d'un congénère. Paradoxalement, les vocalisations d'un partenaire de l'espèce, connu ou inconnu, présentées seules, provoquent un évitement dans cette situation. Ces résultats, et notamment le fait que le cri de contact social soit également évité, nous a conduits à faire l'hypothèse que les vocalisations constituent des signaux conditionnels annonçant qu'une réponse donnée va permettre d'obtenir le renforcement visuel constitué par les stimulus émanant du partenaire. L'audition non accompagnée de ce renforcement provoquerait donc une frustration conduisant à un évitement. Cette hypothèse implique que la signification des vocalisations est acquise au moins partiellement par l'association répétée avec un renforcement visuel. Ce mécanisme permettrait d'adapter au contexte les réponses comportementales provoquées par les signaux auditifs.

BIBLIOGRAPHIE

- BATESON, P.P.G. and REESE, E.P. (1968)
Reinforcing properties of conspicuous objects before imprinting
has occurred. *Psychon. Sci.*, 10, 379-380.
- BATESON, P.P.G. and REESE, E.P. (1969)
The reinforcing properties of conspicuous stimuli in the imprinting
situation. *Anim. Behav.*, 17, 692-699.
- BEER, C. (1976)
Some complexities in the communication behavior of gulls.
Ann. N.Y. Acad. Sci., 280, 413-432.
- BROOKS, R.J. and FALLS, J.B. (1975)
Individual recognition by song in the white-throated sparrow.
I. Discrimination of song of neighbors and strangers. *Can. J. Zool.*,
53, 879-888:
- BROWN, C.P. (1977)
The role of auditory stimulation in responsiveness in young chicks.
Devel. Psychobiol., 10, 33-40.
- BUTLER, R.A. (1958)
The differential effect of visual and auditory incentives on the
performance of monkeys. *Ann. J. Psychol.*, 71, 239-241.
- CAMPBELL, B.A. and PICKLEMAN, J.R. (1961)
The imprinting object as a reinforcing stimulus. *J. Comp. Physiol.*
Psychol., 54, 592-596.
- COWAN, P.J. (1974)
Selective responses to the parental calls of different individual
hens by young *Gallus gallus* : auditory discrimination learning
versus auditory imprinting. *Behav. Biol.*, 10, 541-545.
- DILGER, W.C. (1960)
The comparative ethology of the african parrot genus *Agapornis*.
Z. Tierpsychol., 17, 649-685.
- DOBSON, C.W. and PETRINOVICH, L. (1973)
Song as a reinforcer in the white-crowned sparrow. *Behav. Biol.*,
9, 719-729.

- EISERER, L.A. and HOFFMAN, H.S. (1974)
Acquisition of behavioral control by the auditory features of an imprinting object. *Anim. Learn. Behav.*, 2, 275-277.
- EMLEN, S.T. (1972)
An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour*, 41, 130-171.
- EVANS, R.M. (1973)
Differential responsiveness of young ring-billed gulls and herring gulls to adult vocalizations of their own and other species. *Can. J. Zool.*, 51, 759-770.
- EVANS, R.M. (1975)
Responsiveness to adult new calls in young ring-billed gulls (*Larus delawarensis*) : effects of exposure to calls alone and in the presence of visual imprinting stimuli. *Can J. Zool.*, 53, 953-959.
- EVANS, R.M. (1977)
Auditory discrimination learning in young ring-billed gulls (*Larus delawarensis*). *Anim. Behav.*, 25, 140-146.
- EWING, A.T., EWING, R.W. and VANDERWEELE, D.A. (1975)
Imprinting in quail as a function of pre- and postnatal auditory stimulation. *The Psychol. Rec.*, 25, 333-337.
- FALLS, J.B. (1969)
Function of territorial song in the white-throated sparrow. In *Bird Vocalizations*, edited by R.A. Hinde, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 207-232.
- FALLS, J.B. and BROOKS, R.J. (1975)
Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Can. J. Zool.*, 53, 1412-1420.
- GINSBURG, N. (1960)
Conditioned vocalization in the budgerigar. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 53, 183-186.
- GOTTLIEB, G. (1976)
Development of species identification in ducklings. II. Experiential prevention of perceptual deficit caused by embryonic auditory deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 89, 675-684.
- GRAY, J.A. (1975)
Elements of a two-process theory of learning. Academic Press, London, New York, San Francisco, pp. 266-299.

- GRIER, J.B. (1967)
 Prenatal auditory imprinting in chickens. *Science*, 155, 1692-1693, cité par EWING, A.T., EWING, R.W. and VANDERWEELE, D.A. (1975).
 Imprinting in quail as a function of pre- and postnatal auditory stimulation. *The Psychol. Rec.*, 25, 333-337.
- GUYOMARC'H, J.C. (1972)
 Les bases ontogénétiques de l'attractivité du gloussement maternel chez la poule domestique. *Rev. Comp. Animal*, 6, 79-94.
- GUYOMARC'H, J.C. (1974 a)
 L'empreinte auditive prénatale chez le poussin domestique. *Rev. Comp. Animal*, 8, 3-6.
- GUYOMARC'H J.C. (1974 b)
 Le rôle de l'expérience sur la sémantique du cri d'offrande alimentaire chez le poussin. *Rev. Comp. Animal*, 9, 219-236.
- GWINNER, E. and KNEUTGEN, J. (1962)
 Über die biologische Bedeutung der "Zweckdienlichen" Anwendung erlerter Laute bei Vögeln. *Z. Tierpsychol.*, 19, 692-696, cité par HOOKER, T. and HOOKER, B.I. (1969). Duetting. In *Bird Vocalizations* edited by R.A. Hinde, Cambridge Univ. Press, pp. 185-205.
- HINDE, R.A. (1970)
Animal Behaviour: A synthesis of Ethology and Comparative Psychology, 2nd Edn, New York, London, McGraw-Hill.
- HOOKER, T. and HOOKER, B.I. (1969)
 Duetting. In *Bird Vocalizations*, Edited by R.A. Hinde, Cambridge Univ. Press, pp. 185-205.
- IMMELMAN, K. (1972)
 The influence of early experience upon the development of social behaviour in estrildine finches. *Proc. XVth Int. Ornithol. Congress*, 316-338.
- IMPEKOVEN, M. (1976)
 Responses of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to parental attraction-and alarm calls, and effects of prenatal auditory experience on the responsiveness to such call. *Behaviour*, 56, 250-278.
- KROODSMA, D.E. (1976)
 The effect of large song repertoires on neighbor "recognition" in male song sparrows. *Condor*, 78, 97-99.

- LEPINE, D., ROUANET, H. et LEBEAUX, M.O. (1976)
Manuel d'utilisation du programme VAR 3 : Analyse de comparaisons systématiques dans un plan à un facteur aléatoire. *Document ronéotypé*, Université de Paris V.
- LIEN, J. (1976)
Auditory stimulation of Coturnix embryos *Coturnix coturnix japonica* and its later effect on auditory preferences. *Behav. Biol.*, 17, 231-235.
- LORENZ, K. (1937)
The companion in the bird's world. *Auk*, 54, 245-273.
- MACKINTOSH, N.J. (1974)
The Psychology of Animal Learning, Academic Press, London, New York, San Francisco.
- MARLER, P. (1970)
A comparative approach to vocal learning : song development in white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 71, 1-25.
- MARLER, P. and MUNDIGER, P. (1971)
Vocal learning in birds. In *Ontogeny of Vertebrate Behaviour*, Academic Press, Inc., New York and London, pp. 389-450.
- MARLER, P., MUNDINGER, P., SUE WASER, M. and LUTJEN, A. (1972)
Effects of acoustical stimulation and deprivation on song development in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*), *Anim. Behav.*, 20, 586-606.
- MORGAN, P.A. and HOWSE, P.E. (1973)
Avoidance conditioning of jackdaws (*Corvus monedula*) to distress calls. *Anim. Behav.*, 21, 481-491.
- MORGAN, P.A. and HOWSE, P.E. (1974)
Conditioning of jackdaws (*Corvus monedula*) to normal and modified distress calls. *Anim. Behav.*, 22, 688-694.
- NOTTEBOHM, F. (1969)
The "critical period" for song learning. *Ibis*, 111, 386-387.
- NOTTEBOHM, F. (1972)
The origins of vocal learning. *Amer. Natur.*, 106, 116-140.
- PETERSON, N. (1960)
Control behaviour by presentation of an imprinted stimulus. *Science*, 132, 1395-1396.

PETRINOVICH, L. and PEEKE, H.V.S. (1973)
 Habituation to territorial song in the white-crowned sparrow
 (*Zonotrichia leucophrys*), *Behav. Biol.*, 8, 743-748.

PETRINOVICH, L., YODER, R.M. and DOBSON, C.W. (1972)
 The significance of white-crowned sparrow song. *Behav. Biol.*, 7,
 795-803.

RAJECKI, D.W. (1974)
 Effects of prenatal exposure to auditory or visual stimulation
 on postnatal distress vocalizations in chicks. *Behav. Biol.*,
11, 525-536.

RILLING, M.E., ASKEW, H.R., AHLKOG, J.E. and KRAMER, T.J. (1969)
 Aversive properties of the negative stimulus in a successive
 discrimination. *J. Exp. Anal. Behav.*, 12, 917-932. Cité par
 MACKINTOSH, N.J. (1974) in *The Psychology of Animal Learning*,
 Academic Press, London, New York, San Francisco.

SIMNER, M.L. (1975)
 Reinforcing properties belonging to different rates of intermittent
 light for the newly hatched chick. *Behav. Biol.*, 15, 225-229.

STEVENSON, J.G. (1967)
 Reinforcing effects of chaffinch song. *Anim. Behav.*, 15, 427-432.

STEVENSON, J.G. (1969)
 Song as a reinforcer. In *Bird Vocalizations*, edited by R.A. Hinde,
 Cambridge Univ. Press.

STEVENSON-HINDE, J. (1972)
 Effects of early experience and testosterone on song as a reinforcer.
Anim. Behav., 20, 430-435.

STEVENSON-HINDE, J. (1973)
 Constraints on reinforcement. In *Constraints of Learning*, edited
 by R.A. Hinde and J. Stevenson-Hinde, Academic Press.

STEVENSON-HINDE, J. and ROPER, R. (1975)
 Individual differences in reinforcing effects of song. *Anim. Behav.*,
23, 729-734.

TERRACE, H.S. (1971)
 Escape from S⁻. Learning and motivation, 2, 148-163. Cité par
 MACKINTOSH, N.J. (1974) in *The Psychology of Animal Learning*,
 Academic Press, London, New York, San Francisco.

- THOMPSON, T.I. (1963)
Visual reinforcement in Siamese fighting fish. *Science*, 141
55-57.
- THOMPSON, T.I. (1964)
Visual reinforcement in fighting cocks. *J. Exp. Anal. Behav.*,
7, 45-49.
- THOMPSON, T.I. (1969)
Conditioned avoidance of the mobbing call by chaffinches.
Anim. Behav., 17, 517-522.
- THORPE, W.H. (1967)
Animal vocalization and communication. In *Brain Mechanisms
Underlying Speech and Language*, edited by C.H. Millikan and
F.L. Darley-Grune and Stratton.
- THORPE, W.H. (1975)
The biological significance of duetting and antiphonal song.
Acta Neurobiol. Exp., 35, 517-528.
- THORPE, W.H. and NORTH, M.E.W. (1965)
Origin and significance of the power of vocal imitation : with
special reference to the antiphonal singing of birds. *Nature*,
208, 219-222.
- THORPE, W.H. and NORTH, M.E.W. (1966)
Vocal imitation in the tropical Bou-bou shrike *Laniarus aethiopicus*
major as a mean of establishing and maintaining social bonds.
Ibis, 108, 432-435.
- TINBERGEN, N. (1959)
Comparative studies of the behaviour of gulls : a progress report.
Behaviour, 15, 1-70.
- VERNER, J.I. and MILLIGAN, M. (1971)
Responses of males white-crowned sparrows to play back of recorded
song. *Condor*, 73, 56-64.
- WAGNER, A.R. (1969)
Frustrative nonreward : a variety of punishment. In *Punishment
and Aversive Behavior*, edited by B.A. Campbell and R.M. Church,
New York : Appleton-Century Fox, pp. 157-181.
- WAITE, E.R. (1903)
Sympathetic song in birds. *Nature*, 68, 322, cité par HOOKER T.
and HOOKER, B.I. (1969). Duetting. In *Bird Vocalizations*, edited
by R.A. HINDE, Cambridge, Univ. Press.

WHEELER, L. (1972 a)

Paramètres de reconnaissance acoustique chez les oiseaux.
Reconnaissance spécifique et individuelle. *Exposés Annuels de Bioacoustique*, document photocopié, laboratoire d'acoustique animale, Jouy en Josas.

WHEELER, L. (1972 b)

La reconnaissance individuelle chez l'Inséparable à face rose (Agapornis roseicollis), *Exposés Annuels de Bioacoustique*, document photocopié, laboratoire d'acoustique animale, Jouy en Josas.

WILEY, R.H. (1976)

Communication and spatial relationships in a colony of common grackles. *Anim. Behav.*, 24, 570-584.

WILEY, R.H. and WILEY, M.S. (1977)

Recognition of neighbors' duets by stripe-backed wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour*, 62, 10-34.

