N° d'ordre : 731

50376
1987
137

50376
1987
137

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

DE LILLE FLANDRES-ARTOIS

THESE

présentée par

Michel DELSAUT

en vue de l'obtention du

Doctorat d'Etat en Sciences Naturelles

BIBLIOTHEQUE INTERUNIVERSITAIRE
SECTION DE SCIENCES
LILLE

ACQUISITION DE LA VALEUR ATTRACTIVE DES VOCALISATIONS. APPROCHE EXPERIMENTALE CHEZ L'OISEAU.

Composition du Jury:

Président : J.-M. Coquery, *Université de Lille I*

Rapporteurs : J.C. Roy, *Université de Lille I*
H.R. Güttinger, *Université de Kaiserslautern, RFA*
M. Kreutzer, *Université de Paris X-Nanterre*

Examinateurs : J. Médioni, *Université Paul Sabatier, Toulouse*
J.P. Rousseau, *Université P. et M. Curie, Paris VI*

soutenue le 11 Juin 1987

REMERCIEMENTS

A tous ceux qui m'ont permis de réaliser ce travail, j'exprime ma gratitude la plus sincère.

En premier lieu, je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements à Jean-Claude Roy qui m'a proposé ce sujet et qui, par ses conseils judicieux et renouvelés, m'a permis de mener à bien à la fois l'expérimentation et la rédaction de mon manuscrit. Je le remercie également de m'avoir par la suite fortement incité à soutenir ce mémoire.

Monsieur Coquery a accepté de présider ce jury, je lui en suis très reconnaissant. Je tiens à le remercier également des entretiens qu'il m'a toujours généreusement accordé et qui se sont régulièrement révélés fructueux.

La présence du Professeur Güttinger dans ce jury m'honore beaucoup et je lui suis particulièrement reconnaissant d'avoir accepté de critiquer le travail de cet inconnu que j'étais pour lui.

J'ai été particulièrement sensible à l'accueil que m'a réservé Michel Kreutzer lors de chacune de nos rencontres, à l'occasion de congrès ou de réunions. Je suis très heureux qu'il ait aujourd'hui accepté de juger ce travail.

Monsieur le Professeur Médioni a bien voulu faire une lecture très attentive de ce mémoire et me faire part de ses remarques. Je le remercie très vivement de m'avoir permis ainsi d'en améliorer considérablement la qualité.

Enfin, je tiens à exprimer ma plus vive gratitude à Monsieur Rousseau pour sa présence aujourd'hui, mais aussi pour l'intérêt qu'il a toujours porté à mon travail.

De nombreuses personnes du laboratoire m'ont apporté leur soutien. Je voudrais d'abord mentionner André Bous qui a réalisé le matériel électronique que j'ai utilisé aux différentes étapes de mes recherches. Sans lui, et sans René Coisne, ces expériences n'auraient pas été possibles.

Danièle Dubois, Janick Naveteur et Jacques Honoré ont tenté de m'initier aux mystères de VAR 3. Le résultat n'est sans doute pas à la mesure de leurs espoirs mais je tiens à les remercier très chaleureusement de leur grande patience.

Je suis également très sensible à la gentillesse de Monique Bécu et Christine Coussemaeker et au souci de perfection qu'elles ont manifesté pour réaliser l'illustration, la frappe de la bibliographie et la mise en page de ce mémoire. Je remercie également les collègues du Laboratoire qui m'ont soutenu par leur amitié et en particulier Bernard Delerm pour les nombreux avis et conseils qu'il m'a donné tout au long de mes recherches.

Enfin, je voudrais remercier Messieurs Lucien Kérautret et José Godin d'avoir contribué à me faire connaitre les oiseaux et surtout leurs chants.

TABLE DES MATIERES

Pages

INTRODUCTION 1

APPAREILLAGE ET TECHNIQUES

I. TRAVAIL CHEZ L'ADULTE 22

A. Enregistrement et Analyse des Signaux Vocaux d'Agapornis roseicollis

B. Quantification des Comportements Provoqués par les Signaux Vocaux

C. Conditionnement Opérant Renforcé par les Stimulus Visuels et Auditifs Emanant d'un Partenaire

II. ETUDE CHEZ LE JEUNE OISEAU 27

A. La Cage Expérimentale

B. Les Stimulations prénatales

PREMIERE PARTIE: ETUDE CHEZ L'ADULTE 34

CHAPITRE I
PRINCIPAUX ELEMENTS DU REPERTOIRE VOCAL D'AGAPORNIS ROSEICOLLIS. REACTIONS MOTRICE PROVOQUEES PAR LE CRI DE CONTACT SOCIAL. 36

I. ANALYSE DES ELEMENTS LES PLUS FREQUENTS DU REPERTOIRE D'AGAPORNIS ROSEICOLLIS 36
Procédure 36
Résultats 37
1. Le cri de contact social 37
2. Le cri d'alarme 39
3. Le cri de juchage 39
4. Le trille d'agressivité 39
Conclusion 40

II. QUANTIFICATION DES REACTIONS PROVOQUEES PAR LE CRI DE CONTACT SOCIAL 40
Procédure 41
Résultats 42
Conclusion 43

CHAPITRE II
ETUDE COMPAREE DES STIMULUS AUDITIFS ET VISUELS
DANS UNE PROCEDURE DE CONDITIONNEMENT OPERANT. 45

I. RENFORCEMENT D'UNE REPONSE OPERANTE PAR LA VUE ET L'AUDITION
DU PARTENAIRE 45
Procédure 46
Résultats 47
1. Apprentissage
2. Extinction
Conclusion 47

II. ROLES RESPECTIFS DES FACTEURS VISUELS ET AUDITIFS 49
Procédure 49
Résultats 49
1. Sous-Groupe "a": Stimulus Visuel Suivi du Renforcement Auditif 49
2. Sous-Groupe "b": Stimulus Auditif Suivi du Stimulus Visuel 52
Conclusion 54

III. INFLUENCE DE L'ASSOCIATION DES STIMULUS AUDITIFS AUX
STIMULUS VISUELS 55
Procédure 55
Résultats 55

IV. CONCLUSION ET DISCUSSION 57

CHAPITRE III
EVITEMENT DES VOCALISATIONS. 61

I. EVITEMENT DES VOCALISATIONS D'UN PARTENAIRE DE L'ESPECE 61
Procédure 62
Résultats 62
1. Audition d'un Partenaire Spécifique Etranger au Groupe 62
2. Audition d'un Partenaire du Groupe 64
Conclusion 65

II. EVITEMENT DES CRIS DE CONTACT SOCIAL 66
Procédure 67
Résultats 67

Expérience 1 67
Expérience 2 67

Conclusion 70

III. EFFET DE LA DIFFUSION DES CRIS DE CONTACT ENREGISTRES SUR
LA VALEUR RENFORCATRICE DE L'IMAGE DE L'OISEAU 71
Procédure 71
Résultats 72
Conclusion et Discussion 74

CHAPITRE IV
L'APPRENTISSAGE DE LA SIGNIFICATION D'UN STIMULUS SONORE. 76

I. ASSOCIATION CONDITIONNEE D'UN SON PUR AVEC L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL: CONSEQUENCES SUR LE COMPORTEMENT 76
Procédure 77
Résultats 78
Conclusion 81

II. EFFET DE L'ASSOCIATION D'UN SON PUR AVEC L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL SUR LE CHOIX ENTRE DEUX STIMULUS APPETITIFS 81
Procédure 82
Résultats 82
Conclusion et Discussion 84

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE 88

DEUXIEME PARTIE: ETUDE CHEZ LE JEUNE 91

CHAPITRE I
APPRENTISSAGE D'UNE REPONSE OPERANTE IMPLIQUANT UN ELOIGNEMENT DE LA SOURCE STIMULANTE. 94

EXPERIENCE 1: ELOIGNEMENT ET PRESENTATION DES STIMULUS VISUELS EMANANT D'UN CONGENERE 96
Procédure 97
Résultats 100
Conclusion 100

EXPERIENCE 2: ELOIGNEMENT ET AUDITION DES VOCALISATIONS DES CONGENERES 102
Procédure 102
Résultats 104
Conclusion et Discussion 104

CHAPITRE II
LE CONFLIT ENTRE LA REPONSE D'APPROCHE ET LA REPONSE D'ELOIGNEMENT. 108

I. LA REPONSE D'APPROCHE VERS LE STIMULUS VISUEL 109
Procédure 109
Résultats 110
Conclusion 114

II. ETUDE DE LA REPONSE D'APPROCHE PROVOQUEE PAR LES VOCALISATIONS DES CONGENERES 115
Procédure 115
Résultats 116
Conclusion 120

III. LE CRI DES CONGENERES CONSTITUE-T-IL UN SIGNAL ? 122
Procédure 122
Résultats 123
Conclusion 123
Discussion 124

CHAPITRE III
ETUDE DU GAZOUILLIS ET DE SON INTERACTION AVEC L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL. 126

I. ETUDE DES STIMULUS VISUELS 127
Procédure 127
Résultats 129
1. Experience 1a: Etude du Stimulus Visuel "V" 129
2. Experience 1b: Etude du Stimulus Lumineux "L" 131
3. Comparaison de "V" et de "L" 131
Conclusion 131

II. ETUDE DES STIMULUS AUDITIFS 132
Procédure 132
Résultats 132
1. Expérience 2a: Etude du Gazouillis "C" 132
2. Expérience 2b: Etude d'un Stimulus Sonore Artificiel "S" 134
3. Expérience 2c: Comparaison des Valeurs Respectives de "C" et de "S" 134
Conclusion 134

III. ETUDE DE L'ASSOCIATION DU STIMULUS AUDITIF ET DU STIMULUS VISUEL 135
Procédure 135
Résultats 135
1. Expérience 3a: Comparaison de "V + C" et de "V" 135
2. Expérience 3b: Comparaison de "V + S" et de "V" 137
3. Expérience 3c: Comparaison de "V + C" et de "V + S" 137
Conclusion 137

IV. DISCUSSION 138

CHAPITRE IV
LA FAMILIARISATION AVEC LE CRI CONSTITUE-T-ELLE UN ELEMENT IMPORTANT DANS LE DETERMINISME DU COMPORTEMENT DU POUSSIN ? 142

EXPERIENCE I: LE CRI D'UN CONGENERE FAMILIER EST-IL RECONNU ET PREFERE A CELUI D'UN CONGENERE INCONNU ? 143
Procédure 144
Résultats 145

EXPERIENCE II: LES CRIS D'UN GROUPE DE CONGENERES FAMILIERS SONT-ILS IDENTIFIES ET PREFERES A CEUX D'UN GROUPE DE POUSSINS INCONNUS ? 145
Résultats 146
Conclusion 146

EXPERIENCE III: ASSOCIATION D'UN SON PUR A L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL 147

1. Expérience Contrôle: Un Son Pur est-il Evité ? 147
Procédure 147
Résultats 147
Conclusion 148

2. Effet de l'Association d'un Son Pur à l'Agent Renforçateur Visuel 148
Procédure Générale 148
A) Procédure I 149
Résultats 151
Conclusion 153
B) Procédure II 154
Résultats 156
Conclusion 157
Discussion 157

CHAPITRE V
LE CONDITIONNEMENT EST-IL POSSIBLE DURANT LA PERIODE PRENATALE ? 159

EXPERIENCE 1: DES POUSSINS NAIFS EFFECTUENT-ILS UN CHOIX SPONTANE ENTRE DEUX SONS PURS ? 159
Procédure 159
Résultats 161
Conclusion 161

EXPERIENCE 2: EFFET DES STIMULATIONS PRENATALES 163
Procédure 163
Résultats 164
Conclusion 164

EXPERIENCE 3: EFFET DES STIMULATIONS PRENATALES ASSOCIEES AU RECHAUFFEMENT ET AU RETOURNEMENT DE L'OEUF. 166
Procédure 166
Résultats 168
Conclusion et Discussion 168

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE 169

DISCUSSION GENERALE 172

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 198

ANNEXE I 215

ANNEXE II 240

RESUME 301

INTRODUCTION

Dans la Nature, les oiseaux développent très précocement une préférence marquée pour les membres de leur propre espèce. Cette préférence, qui se traduit par le rapprochement réciproque des individus, résulte du caractère attractif de certains stimulus visuels ou auditifs et la réponse d'approche, émise lors de la perception de ces stimulus, constitue un élément essentiel des interactions sociales. Le problème que nous avons voulu aborder ici est celui du développement de cette réponse d'approche et plus précisément de la relation entre celle-ci et le stimulus qui la déclenche. Dans ce travail, qui est donc destiné à analyser les mécanismes qui déterminent la valeur attractive des signaux émis lors des interactions sociales, nous nous attacherons plus particulièrement à l'étude des vocalisations. Cependant, dans la mesure où elles leur sont souvent associées, les stimulus visuels émanant du partenaire seront également envisagés.

L'ATTACHEMENT SOCIAL ET LES VOCALISATIONS

En dépit d'une rigidité certaine, qui fixe les règles à respecter lors de l'établissement de l'attachement social, des "erreurs" sont parfois commises qui aboutissent à la création d'un lien écologiquement inadapté. En fait ces "erreurs" n'apparaissent que dans des conditions bien particulières et qui ne sont qu'exceptionnellement réalisées dans le cadre naturel: il faut en particulier que les sujets, privés du partenaire spécifique normal, aient une expérience très précoce avec l'objet source de l'erreur. Ceci et les comportements inadaptés qui en découlent ont été décrits de manière précise, chez les oiseaux, par Lorenz dans un travail datant de 1935 et resté célèbre: "Le compagnon dans le monde de l'oiseau". Lorenz a nommé ce phénomène d'attachement social précoce "empreinte". Cette première description a été suivie par de nombreuses études et les modalités de ce phénomène très particulier ont été précisées. Il n'entre pas dans le cadre de ce travail de décrire toutes les expériences relatives à ce comportement et seules seront évoquées celles qui intéressent directement l'ontogenèse de la valeur attractive des cris. Il importe toutefois de faire remarquer ici le caractère particulièrement artificiel des expériences réalisées dans le cadre de l'étude de ce phénomène: en particulier les caractéristiques de l'objet parental sont souvent arbitrairement dissociées en fonction de leur appartenance à la modalité visuelle ou à la modalité auditive. Certes, ces analyses, focalisées essentiellement sur les stimulus visuels apportent sans aucun doute des renseignements de première importance. Toutefois, comme le font remarquer Johnston et Gottlieb (1981a), il importe de conserver à l'esprit que l'important, lorsque l'on essaye de comprendre comment un animal résoud un problème, est de savoir exactement quel est ce problème. En particulier, il faut se souvenir que dans le cadre d'une ontogenèse normale, le problème de l'identification de l'espèce que le jeune a à résoudre est plus vaste que ne le laisse supposer le processus de "l'empreinte". En effet, cette notion, créée pour

expliquer un certain nombre de résultats obtenus dans des conditions privilégiant la modalité visuelle, ne peut à elle seule rendre compte de la capacité qu'a le jeune d'identifier correctement son espèce. Par exemple, chez le colvert (Anas platyrhynchos), Johnston et Gottlieb (1981b) ont montré que des canetons s'approchent préférentiellement d'un objet inconnu mais qui émet le cri maternel lorsqu'ils sont placés dans une situation de choix entre cet objet et le stimulus visuel d'empreinte. Dans ce cas précis au moins, l'audition du cri maternel est donc plus importante que l'expérience visuelle dans le déterminisme du comportement de poursuite. Ceci montre bien la nécessité de prendre également en compte les stimulus auditifs émis par le partenaire.

Depuis quelques décennies, les vocalisations des oiseaux ont fait l'objet de nombreuses études et la structure physique du chant et des cris de plusieurs espèces est bien connue (voir en particulier la revue de Becker, 1982). Trés souvent, et en particulier chez les passereaux chanteurs, ces émissions vocales sont le résultat d'un apprentissage dont les différentes phases ont été mises en évidence (Nottebohm, 1970, 1972; Marler, 1970; Marler et Mundiger , 1971; Marler et Peters, 1982; Kroodsma, 1982a). Depuis quelques années, avec les travaux de Güttinger (1979, 1981, 1985), Güttinger, Wolffgramm et Thimm, 1978 et de Marler et de ses collaborateurs (Marler, 1981; Marler et Peters, 1977; Marler et Sue Waser, 1977; Marler et Pickert, 1984; Marler et Sherman, 1983, 1985), l'étude de cet apprentissage et des contraintes génétiques qui règlent son évolution a fait de grands progrès. Pourtant, d'une manière générale, les chercheurs qui s'intéressent à la structure des différentes vocalisations et à leur évolution semblent considérer que les organismes deviennent aptes à interpréter celles-ci quand elles acquièrent forme adulte. En d'autres termes, les oiseaux seraient capables de "comprendre" quand ils sont capables d'émettre. Cette dichotomie entre l'importance accordée à l'aspect syntaxique et, au contraire, l'intérêt relativement faible porté à l'aspect sémantique ne repose évidemment pas sur des bases éthologiques ou physiologiques réelles; elle résulte en fait de l'intérêt très marqué des auteurs pour l'étude des caractéristiques

physiques des vocalisations, incités en cela par le développement des techniques d'enregistrement et d'analyse. En outre, comme le signale Petersen (1981), la production vocale est un comportement évident, relativement facile à analyser, alors que la perception constitue au contraire un ensemble de processus cachés dont l'effet sur le comportement n'est pas toujours immédiatement visible. Cette absence d'intérêt pour l'aspect perception est cependant paradoxale car la question de l'ontogenèse de la valeur attractive de certaines vocalisations rejoint le problème de l'origine de l'attachement social qui, à l'inverse, a été et est toujours largement étudié. Pourtant, ainsi que le fait remarquer Falls (1982) à propos de la reconnaissance individuelle et de l'empreinte, les deux sujets se sont développés séparément. Actuellement donc, l'idée que la signification des vocalisations des oiseaux ne dépend que de facteurs internes, d'un processus de maturation nerveuse comme le proposait Lorenz (1935), n'a été remise en cause que de manière indirecte. Pourtant la notion de "stimulus déclencheur" que cette idée implique a, depuis, été contestée. On sait maintenant que les signaux vocaux ne provoquent pas de manière rigide des réponses programmées une fois pour toutes, mais qu'au contraire les réponses à un même stimulus peuvent varier dans des proportions importantes en fonction de l'identité de l'émetteur, du contexte ou de la saison (Beer, 1976; Wiley, 1976; Smith, 1977). Cette modulation des réponses suppose que les organismes et, en particulier les jeunes organismes, soient capables de faire la différence entre les éléments strictement spécifiques, définissant les propriétés générales des objets qui les entourent, et les variations, parfois extrêmement réduites, qui particularisent ces objets et, singulièrement, les vocalisations.

Selon Marler (1982), les organismes ne peuvent résoudre ce type de problème sans posséder un certain nombre de prédispositions innées. Néanmoins, les organismes sont capables d'apprendre, et ces apprentissages contribuent probablement de manière importante à l'établissement des relations sociales. La communication acoustique chez le singe constitue sans aucun doute un bel exemple de cette interaction, entre les contraintes génétiques et l'apprentissage, qui aboutit à la production de réactions adaptées au contexte. C'est ainsi

que Seyfarth et Cheney (1980); Seyfarth, Cheney et Marler (1980a et b) ont analysé le comportement vocal de jeunes singes (Cercopithecus aethiops) lors de la rencontre avec des prédateurs. Cette espèce possède trois grandes catégories de cris d'alarme et chaque catégorie correspond à un type de prédateur. Les cris sont donc différents selon qu'il s'agit d'un prédateur terrestre, d'un prédateur ailé, ou encore d'un serpent. L'intérêt de ces travaux est d'avoir montré que les jeunes cercopithèques commettent parfois des "erreurs" lorsqu'ils émettent, mais aussi lorsqu'ils réagissent à l'audition des cris d'alarme spécifiques. Un jeune cercopithèque peut ainsi produire, à la vue par exemple d'une tourterelle, un cri d'alarme normalement émis lors de l'approche d'un aigle. Par la suite, ces erreurs ne sont plus commises et les animaux apprennent donc à n'émettre les différents types de cris d'alarme qu'en présence du stimulus adéquat. Le plus remarquable cependant est que ces erreurs ne sont commises qu'à "l'intérieur" de chacune de ces trois catégories, l'animal n'émettant jamais un cri d'alarme d'une catégorie donnée pour avertir de l'approche d'un prédateur appartenant à une autre catégorie. Il semble donc que les jeunes possèdent un certain nombre de règles, suffisantes pour leur permettre de classer leurs ennemis en trois catégories, mais insuffisantes pour leur faire distinguer les différentes espèces à l'intérieur de ces catégories. Les caractéristiques de celles-ci doivent donc être apprises. On peut penser que cette action conjuguée des contraintes génétiques et de l'apprentissage représente la règle générale.

En fait, la compétence sur le plan de la communication pose plusieurs problèmes. Le stimulus auditif doit, en premier lieu, être identifié comme spécifique. Ensuite, la qualité du stimulus (attractive par exemple) doit être reconnue pour permettre une réponse correcte. Enfin, ainsi que nous venons de l'évoquer, il est nécessaire que la réponse soit adaptée au contexte; ceci suppose un "affinement" de l'interprétation du cri. Chacun de ces points pose la question du ou des processus qui sont mis en oeuvre pour aboutir à une réaction écologiquement adaptée, par exemple une réponse d'approche, sélective à l'audition des vocalisations du partenaire du couple.

LA RECONNAISSANCE SPECIFIQUE

Il nous paraît nécessaire de faire le point sur ce qui est connu de chacun de ces niveaux d'analyse en nous attachant dans un premier temps au problème posé par la reconnaissance spécifique. Une des plus élégantes approches de l'ontogenèse de cette reconnaissance spécifique est sans aucun doute constituée par les travaux de Gottlieb sur le caneton. En effet, dans une très belle série d'études commencée en 1966 et poursuivie de manière ininterrompue jusqu'à ces dernières années, Gottlieb a analysé, chez le jeune nidifuge, le développement de l'identification de l'espèce par le cri maternel. Le point de départ de ces études repose sur la constatation que des canetons élevés en incubateur sont capables, dès l'éclosion, d'effectuer une discrimination entre le cri maternel spécifique et d'autres cris. Cette reconnaissance qui s'effectue sans expérience préalable avec le cri testé présente un caractère adaptatif indéniable, elle est spécifique et elle apparaît au moment approprié. La capacité d'identifier le cri maternel spécifique possède donc tous les aspects d'un comportement instinctif.

De longue date cette notion de comportement instinctif a suscité de nombreuses polémiques et certains auteurs l'ont remise en cause. Il n'entre pas dans le cadre de cet exposé de faire l'historique de ces débats passionnés (voir Richard, 1984); par contre, en liaison avec les problèmes qui nous intéressent ici, il faut remarquer que, dès 1932, Kuo suggérait que certains comportements moteurs présentant un caractère adaptatif pourraient en fait être la conséquence d'évènements ayant eu lieu au cours de la vie embryonnaire. Cette idée de l'intervention précoce de certaines stimulations dans l'ontogenèse des comportements "instinctifs" a été reprise, en particulier, par Schneirla en 1956 dans sa théorie de "l'approche-retrait" (approach/withdrawal). Cette position, essentiellement théorique et sans véritable base expérimentale, a été très sévèrement critiquée par Lorenz qui précise en particulier "Il est vrai que l'embryon peut certainement acquérir des connaissances; mais il ne peut être ainsi renseigné que sur ce qui est accessible à l'organisme en train de

croître, dans son milieu actuel; il ne saurait acquérir des renseignements sur des données qui ne se rencontreront que plus tard" (1970, p:137).

La reconnaissances spécifique chez le jeune nidifuge

En dépit de cette critique, Gottlieb s'est appuyé sur ce postulat de l'intervention précoce de certaines stimulations et de leur importance dans l'ontogenèse des comportements spécifiques adaptés et, dès 1966, constatant que la seule expérience auditive prénatale du caneton, élevé en incubateur, est constituée par l'audition de ses propres cris et de celle des cris provenant des autres oeufs, cet auteur a exposé des embryons de canard colvert à l'audition de cris enregistrés d'autres embryons. Cette procédure qui avait pour but d'augmenter la quantité de stimulations reçue a eu pour effet d'augmenter la réponse au cri maternel après l'éclosion. Ce premier résultat va dans le sens d'une intervention des stimulations embryonnaires. Toutefois, le véritable apport de Gottlieb à l'étude de ce problème est postérieur et découle de la mise au point d'une technique permettant de rendre les embryons muets (Gottlieb et Vandenbergh, 1968) et donc de réaliser l'expérience inverse, c'est à dire la privation totale de stimulation auditive. C'est ainsi qu'il a montré que des canetons privés de stimulation auditive prénatale confondent, dans certaines situations, le cri maternel avec le cri de la poule (Gottlieb, 1971). La reconnaissance du cri maternel n'est donc pas spontanée mais dépend aussi des stimulations reçues au cours des stades précoces de l'ontogénèse. Par la suite, Gottlieb a montré que cette absence de discrimination résulte d'une incapacité à détecter certaines fréquences ou, au moins, d'une diminution de la sensibilité à ces fréquences. En effet, les cris maternels de poule et de canard possèdent une bande de fréquences commune, inférieures à 800 Hz; par contre la poule ne possède pas de fréquences supérieures à 800 Hz. En utilisant des cris maternels de cane, filtrés, Gottlieb a pu montrer que le déficit observé chez les canetons privés de stimulations concerne justement les fréquences supérieures à 800 Hz et ne résulte pas d'un effet général de la privation auditive. En fait, toutes les stimulations auditives prénatales ne sont pas aussi

efficaces. Ainsi, l'audition d'un bruit blanc ou du cri de détresse qui possède des fréquences très élevées se révèle peu efficace pour corriger le déficit. Au contraire, l'exposition prénatale au cri de contact, dont les fréquences sont semblables à celles auxquelles le caneton dévocalisé et isolé se montre le plus insensible, rétablit ses capacités de discrimination. L'effet des stimulations apparaît donc lié à une bande de fréquences précises (Gottlieb, 1975a,b). Un autre résultat remarquable de cette étude réside sans doute dans la mise en évidence d'une interaction entre maturation nerveuse et stimulation sensorielle dans le développement du processus de reconnaissance. C'est ainsi que Gottlieb (1975c) a pu montrer que des canetons dévocalisés, âgés de 24 heures, discriminent moins bien entre le cri maternel spécifique normal et ce même cri, filtré, que des canetons normaux. Cette capacité à discriminer entre ces cris réapparaît pourtant à l'âge de 48 heures pour diminuer de nouveau fortement à l'âge de 65 heures. Le fait qu'à 48 heures des canetons dévocalisés soient capables d'effectuer la discrimination montre que cette capacité résulte d'un processus de maturation nerveuse purement interne et que la stimulation auditive prénatale n'induit pas la préférence pour le cri normal. Toutefois, cette stimulation accélère la maturation et permet ainsi aux oiseaux d'effectuer un choix de manière plus précoce. En outre elle contribue au maintien de cette capacité de discrimination qui, sinon, diminue après 48 heures. Il faut remarquer que ce résultat va à l'encontre de ce qu'affirmait Lorenz en 1970 car cet exemple montre que la stimulation précoce avec un cri particulier (le cri juvénile) favorise la reconnaissance d'un autre cri qui n'apparaît que plus tardivement (le cri maternel).

Paradoxalement, c'est justement à l'âge de 48 heures que le caneton dévocalisé confond le cri maternel spécifique normal avec le cri de poule; or ce dernier ne possède pas de fréquences supérieures à 800 Hz. Les canetons, qui à cet âge sont capables de les percevoir, devraient donc normalement être en mesure d'effectuer la discrimination. En fait, Gottlieb a montré que la capacité de percevoir certaines fréquences n'est pas le seul facteur contribuant à la reconnaissance du cri maternel mais que le rythme des vocalisations joue également un rôle important. Le rythme du cri maternel de canard

est différent de celui du cri de poule et les canetons normaux sont capables de percevoir cette différence. A l'inverse, les canetons dévocalisés n'effectuent pas de choix et montrent même un élargissement de leur réponse à d'autres rythmes. La stimulation auditive prénatale est donc nécessaire à la reconnaissance du rythme normal. En outre, le fait que des canetons dévocalisés âgés de 48 heures, et dont la sensibilité aux hautes fréquences du cri maternel est donc correcte, ne choisissent pas celui-ci, montre que la reconnaissance du rythme est nécessaire et même prépondérante. En fait, les canetons n'utilisent les différences de composition spectrale pour effectuer un choix que lorsque l'analyse du rythme leur est interdite. Il existe donc une hiérarchie dans les paramètres qui permettent la reconnaissance du cri maternel et le rythme de répétition se situe en haut de cette hiérarchie (Gottlieb, 1978).

La reconnaissance spécifique chez l'embryon

Une étude réalisée chez l'embryon a permis à Gottlieb (1979) de préciser le rôle de la stimulation prénatale à la fois sur la reconnaissance du rythme et sur la perception des fréquences élevées. Il est en fait apparu que les embryons qui, dès l'âge de 22 jours répondent à des stimulations auditives par des claquements de bec, le font de manière sélective au rythme normal du cri maternel soit 3,7 notes par seconde. Ceci est vrai pour des embryons normaux mais aussi pour les embryons dévocalisés. Toutefois, par la suite, une différence apparaît et seuls les embryons normalement stimulés manifestent une augmentation sélective des claquements de becs pour le rythme spécifique ou pour des rythmes supérieurs. La spécificité de la réponse manifestée à l'âge de 22 jours se développe donc sans expérience auditive. Elle a cependant besoin de cette stimulation pour se maintenir faute de quoi, nous l'avons signalé plus haut, les canetons inexpérimentés montrent un élargissement de la réponse à des rythmes qui englobent notamment celui du cri de poule. En ce qui concerne les fréquences, les embryons dévocalisés, âgés de 22 jours, répondent aussi bien à un cri filtré à 1100 Hz qu'au cri normal. A l'inverse, les embryons stimulés répondent uniquement au cri normal dès le vingt deuxième jour. Ceci montre que la réponse des canetons

dévocalisés est liée à la perception des basses fréquences. La sensibilité aux fréquences hautes dépend donc, dès l'âge de 22 jours, de l'expérience auditive.

La façon dont ces fréquences sont modulées ne semble pas constituer un paramètre acoustique déterminant pour l'embryon de colvert. Toutefois, l'audition d'un bruit blanc au rythme de quatre impulsions par seconde n'induit pas de préférence pour le cri maternel même après un délai de 48 heures, alors que l'audition du cri de contact permet l'expression de cette préférence. Ceci montre que, si ce facteur ne se situe pas très haut dans la hiérarchie, la capacité de percevoir la modulation de fréquence correcte n'est pas indifférente.

Cette étude montre que la réponse au cri maternel existe très précocement chez l'embryon, toutefois en l'absence de stimulations auditives adéquates cette réponse n'est pas complètement différenciée: les embryons privés de ces stimulations réagissent uniquement aux basses fréquences alors que les embryons ayant eu une expérience auditive sont sensibles à la fois aux basses et aux hautes fréquences. Les expériences décrites précédemment (Gottlieb, 1975c) montrent que la capacité de percevoir les hautes fréquences se développe pourtant en l'absence de stimulation; le système ne devient cependant fonctionnel que deux jours après l'éclosion, soit avec un retard de six jours. Le rôle de l'expérience auditive consisterait donc, en ce qui concerne la perception de certaines fréquences, en un rôle facilitateur. Au contraire, en ce qui concerne la réponse au rythme normal, le fait qu'une spécificité existe au plus jeune âge et résulte de processus de maturation purement endogènes, mais décline en l'absence de stimulation, montre que le rôle de cette dernière est dans ce cas essentiellement un rôle de maintien. Pour être efficace, la stimulation prénatale doit cependant répondre à certaines caractéristiques et seuls les canetons exposés au rythme spécifique de quatre notes par seconde répondent à ce rythme. Il faut remarquer ici que ces expériences prouvent que le maintien d'un comportement présentant toutes les caractéristiques d'un comportement inné dépend en fait très étroitement d'une expérience spécifique préalable. En outre, la précocité des effets enregistrés montre que la stimulation

auditive prénatale joue un rôle important avant même que la maturation structurale ne soit terminée. On sait en effet que le système auditif du canard continue sa maturation nerveuse au cours de la période embryonnaire tardive (Konishi, 1973).

La période sensible

Cette stimulation auditive doit intervenir précocement, en fait avant l'éclosion, pour être pleinement efficace. La démonstration de cette période critique s'est faite en deux étapes. En effet Gottlieb a montré en 1981 qu'une stimulation post-natale permet également à des canetons dévocalisés d'effectuer un choix correct du cri maternel; toutefois, dans ce cas, il est nécessaire d'introduire un délai de 48 heures entre la fin de cette stimulation et le moment du test pour que la préférence normale se manifeste. Une période dite de "consolidation" de 48 heures s'avère nécessaire aussi lorsque la stimulation est donnée tardivement, durant la dernière journée d'incubation. Ceci semble donc mettre en évidence le fait que pour que la reconnaissance du cri maternel s'effectue au moment opportun, c'est à dire juste après l'éclosion, la stimulation auditive doit être donnée au cours de l'embryogenèse, au moins 48 heures avant l'éclosion. L'intérêt des travaux de Gottlieb est d'avoir montré que ce résultat, en particulier la longueur tout à fait inattendue de cette période, était en réalité un "artéfact" lié aux conditions expérimentales. En fait, dans la plupart de ces expériences Gottlieb a utilisé, pour stimuler ses embryons, des cris de contacts enregistrés présentant, au niveau du rythme, des caractéristiques optimales telles qu'elles avaient été définies précédemment, soit quatre impulsions par seconde. Or Scoville, en 1982, a montré que le rythme des vocalisations émises par les embryons n'est pas aussi figé que semblaient le montrer ces expériences, mais qu'en réalité il est variable et couvre, avant l'éclosion, une plage s'étalant de deux à six impulsions par seconde. Aprés l'éclosion cette plage se réduit et le rythme se stabilise aux environs de quatre à six impulsions par seconde. Gottlieb (1982) a montré que cette variabilité dans le rythme du cri constitue un élément déterminant pour l'expression des comportements post-nataux. C'est ainsi que des canetons, exposés

durant la phase finale de l'embryogenèse à des cris présentant une variabilité normale, manifestent une préférence pour le cri émis au rythme de 3,7 impulsions par seconde dès l'âge de 24 heures. La longue période de consolidation mise en évidence précédemment apparaît donc comme un "artéfact" lié au caractère artificiellement stéréotypé de la stimulation auditive. En réalité, il est nécessaire, pour que l'embryon exprime un comportement normal au moment adéquat, que son expérience auditive englobe des rythmes différents de celui qui sera retenu par la suite. Une autre étude comparant les réponses de canetons normaux ou dévocalisés, exposés ou non à des cris de contact ou à des bruits blancs, émis au rythme optimum de quatre impulsions par seconde, lui a permis de montrer que le fait d'entendre des cris possédant une modulation de fréquences normale intervient aussi dans l'identification du cri maternel après l'éclosion. L'élément le plus important à retenir de ces résultats consiste en la démonstration que des stimulations qui interviennent normalement dans l'environnement de l'embryon et qui, de prime abord, peuvent être considérées comme négligeables, jouent en fait un rôle extrêmement important dans l'ontogenèse de la reconnaissance du cri maternel.

En réalité, il existe bien une période critique et cette expérience auditive, qui se révèle très spécifique, doit être acquise avant l'éclosion (Gottlieb, 1985). En effet, des stimulations postnatales, effectuées avec des cris enregistrés présentant une variabilité identique à celle constatée avant l'éclosion, sont insuffisantes pour induire le choix du cri maternel présenté à un rythme normal par rapport à ce même cri présenté à un autre rythme et ce, aussi bien à l'âge de 24 heures qu'à celui de 48 heures. Il en est de même pour des stimulations postnatales effectuées avec des cris présentant une variabilité moins grande mais plus proche de celle qui caractérise effectivement cette période. On sait en effet qu'après l'éclosion le rythme des cris de contact augmente et se situe en moyenne aux environs de 5,5 impulsions par seconde. Pour être efficace, la stimulation doit donc impérativement intervenir avant l'éclosion. En outre, elle doit comporter des cris dont le rythme varie et englobe la totalité des rythmes trouvés dans les vocalisations normales de l'embryon. Effectivement, les stimulations

prénatales effectuées avec des cris présentés à un rythme caractéristique de la période postnatale sont également inefficaces.

En résumé, pour que ce comportement, qui présente apparemment toutes les caractéristiques d'un comportement instinctif (telles qu'elles ont été rappelées au début de ce chapitre), puisse effectivement s'exprimer au moment approprié, il est nécessaire que parallèlement au processus de maturation nerveuse qui le sous-tend, un ensemble de stimulations sensorielles possédant des caractéristiques bien définies, intervienne durant la fin de la période prénatale. En l'absence de ces stimulations, la seule maturation du système nerveux ne permet pas une reconnaissance correcte du cri maternel. Dans ce cas en effet, la possibilité d'identifier correctement le rythme spécifique disparaît, ce qui peut engendrer des confusions avec le cri d'autres espèces (poule par exemple). En outre, la capacité de percevoir certaines fréquences est retardée. La stimulation prénatale entre donc en interaction avec le processus de maturation nerveuse et accélère la perception des fréquences hautes du cri maternel; par la suite elle permet également le maintien de ces capacités perceptives.

Pour fonctionner correctement, le mécanisme qui permet la reconnaissance spécifique dépend donc, au moins chez le jeune nidifuge, de certaines capacités perceptives dont le développement est lié à la fois à des contraintes fixées par le génome et à la perception de stimulations intervenant à certaines époques bien déterminées de la vie embryonnaire. Il faut remarquer que Gottlieb met en évidence cette reconnaissance spécifique grâce à l'expression de réponses locomotrices, très précoces, et qui traduisent aussi la valeur attractive de certains signaux. Il y a donc interaction des mécanismes qui règlent l'identification spécifique et de ceux qui permettent la réponse d'approche et, dans de nombreux cas, il est sans doute difficile de les distinguer. Toutefois les deux fonctions: reconnaissance de l'espèce et valeur signifiante du signal ne sont pas nécessairement liées; en effet il existe des signaux ayant une valeur spécifique et perçus comme tels qui ne sont pas attractifs et d'autres, dont la signification peut être inter-spécifique. En outre, l'établissement de ces deux fonctions peut dépendre de mécanismes différents. Il est donc possible d'envisager une étude indépendante de

l'ontogenèse de la valeur réactogène des stimulus auditifs.

L'ONTOGENESE DU CARACTERE ATTRACTIF DES VOCALISATIONS

L'interprétation de la valeur "globale" (ici attractive) des vocalisations n'a fait l'objet que de quelques rares études et peu d'auteurs se sont penchés sur les mécanismes qui sont à l'origine de la réponse d'approche. En fait, ceux-ci sont difficiles à distinguer des mécanismes qui permettent la reconnaissance spécifique. Il faut se souvenir que cette identification de l'espèce est elle-même, dans la plupart des cas, mise en évidence par une réponse locomotrice d'approche vers la source stimulante spécifique (dans certains cas les réponses vocales ou les claquements de bec ont pu être utilisés). Son caractère spontané avait conduit Lorenz, nous l'avons déjà signalé, à émettre l'hypothèse que l'audition de certains cris provoque, de manière inconditionnelle, une réponse d'approche orientée dans la direction de la source sonore. Nous avons vu comment les expériences de Gottlieb chez le canard colvert permettent de mettre en doute l'aspect trop rigidement programmé des comportements qu'implique cette conception. Chez une autre espèce également, le canard carolin (Aix sponsa), Gottlieb (1980, 1983, 1985) a pu montrer que les stimulations auditives provenant des autres embryons maintiennent (ou peut-être même induisent) la préférence pour le cri maternel normal. Schneirla (1965) dans sa théorie de "l'approche-retrait" avait fait l'hypothèse que les mouvements de la tête de l'embryon sont renforcés par le contact avec les tissus mous qui l'entourent. La répétition de la séquence "mouvement - contact avec ces tissus" serait à l'origine des réactions d'approche et le comportement de poursuite observé après l'éclosion en serait une manifestation. L'audition d'un stimulus sonore lors de ces mouvements de la tête, et donc lors du renforcement apporté par le contact avec les tissus environnants, pourrait créer un lien tel que les réactions de poursuite envers ce stimulus seraient facilitées. Clements et Lien (1976) ont effectivement montré que de jeunes Guillemots (Uria aalge aalge) qui ont reçu une stimulation auditive présentée après le retournement de

l'oeuf, manifestent plus de réactions de poursuite envers un stimulus visuel d'empreinte diffusant cette stimulation, que des jeunes n'ayant reçu aucune stimulation ou l'ayant reçu avant le retournement. Ceci montre que le lien entre l'audition de certaines stimulations et la réponse locomotrice n'est pas intégralement inscrit dans le patrimoine génétique et permet sans aucun doute de faire évoluer l'idée qu'on s'est longtemps fait des rapports entre le génome et l'environnement. Cette théorie n'explique cependant pas pourquoi le jeune nidifuge, après l'éclosion, oriente sa réponse dans la bonne direction lors de la simple audition du stimulus sonore.

Trois hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce comportement. En premier lieu, et en dépit de ce qui vient d'être dit, il faut quand même envisager la possibilité que le système nerveux du jeune oiseau soit effectivement programmé pour effectuer une réponse correctement orientée. La deuxième hypothèse est que le fait d'entendre certaines vocalisations familiarise l'organisme avec celles-ci ou avec des vocalisations présentant des caractéristiques communes. Aprés l'éclosion, ces stimulations apparaîtraient alors moins nouvelles dans l'environnement du jeune nidifuge et inhiberaient moins le comportement locomoteur. La troisième hypothèse est que les stimulations auditives aient été associées, à un moment ou à un autre de la vie de l'oiseau à d'autres stimulations, appétitives. Par suite de cette association avec un agent renforçateur primaire, les vocalisations pourraient devenir des agents renforçateurs secondaires. L'orientation de la réponse locomotrice s'expliquerait alors par la recherche d'une perception optimale de cet agent renforçateur.

La littérature offre relativement peu de données quant à ce problème. Seul Guyomarc'h (voir en particulier 1974c) a plusieurs fois suggéré qu'un apprentissage associant certaines vocalisations, notamment les vocalisations juvéniles, avec des agents renforçateurs puisse être à l'origine de la valeur attractive des cris maternels. Cette hypothèse a reçu un début de confirmation avec son travail sur le rôle de l'expérience sur la sémantique du cri d'offrande alimentaire de la poule domestique (1974b). Guyomarc'h a en effet montré que ce cri ne prend son caractère attractif que progressivement, après l'éclosion. Dans un premier temps ce cri ne

déclenche que des hochements verticaux de la tête (mouvements préfigurant les becquetages) et l'expression des comportements d'approche dépend de l'association de ce cri avec un agent renforçateur alimentaire. Un résultat de même nature a été obtenu par Evans (1979a) chez le goéland argenté (Larus argentatus). Chez cette espèce, la reconnaissance des cris parentaux spécifiques n'est pas spontanée et les jeunes peuvent même approcher préférentiellement une source diffusant le cri d'autres espèces (Evans, 1973). L'association du cri spécifique avec un renforcement alimentaire permet le développement d'une réponse correctement orientée. Chez le goéland à bec cerclé (Larus delawarensis), la réponse d'approche semble spontanée, l'association avec l'agent renforçateur alimentaire permet cependant son maintien (Evans, 1979b). Ces données semblent donc indiquer que l'apprentissage joue un rôle dans l'ontogenèse de cette réponse, mais les rôles respectifs des conditionnements pré- et post-nataux restent à déterminer.

LA RECONNAISSANCE ACOUSTIQUE INDIVIDUELLE

Le troisième niveau de reconnaissance acoustique correspond à l'adaptation de la réponse comportementale au contexte. Un des exemples les plus évidents et les plus étudiés est sans doute le processus qui permet la reconnaissance individuelle. On sait en effet depuis longtemps, qu'outre l'espèce, les oiseaux sont capables d'identifier individuellement certains congénères grâce à leurs vocalisations (voir les revues de Beer, 1970 et de Falls, 1982). Cette identification repose sur l'existence de variations subtiles entre des signaux analogues provenant d'individus différents. Dans sa revue de question très documentée de 1982, Falls distingue trois types de reconnaissance individuelle. Il mentionne en premier lieu la reconnaissance entre les membres d'un même couple: ce type de reconnaissance, très répandu, existe aussi bien chez les espèces marines, coloniales que chez les gallinacés ou les passereaux territoriaux. Une mention particulière doit être faite du problème

des chants émis en duo. En effet il a été montré que ces chants jouent un rôle important dans la cohésion du couple et il semble bien que, dans de nombreux cas, cette émission parfaitement coordonnée résulte d'un apprentissage (Farabaugh, 1982).

Le deuxième type de reconnaissance individuelle a été mis en évidence entre les jeunes oiseaux et leurs parents. Elle a surtout été étudiée chez les espèces coloniales, cavernicoles (puffins, hirondelles par exemple) ou non (alcidés, manchots, laridés, etc). En fait, au moins chez les laridés, il semble que ce soit essentiellement les jeunes qui reconnaissent acoustiquement leurs parents plutôt que l'inverse: ces derniers n'identifiant leurs propres jeunes qu'en fonction de leur comportement. Un point important à retenir dans ce phénomène est que cette reconnaissance acoustique ne se développe qu'au moment approprié. Ainsi Beer (1970) a montré que chez le goéland atricille (Larus atricilla) les cris émis par les adultes varient selon l'âge des jeunes. Les cris émis au cours des premiers jours, lorsque les jeunes sont peu mobiles et rarement laissés seuls, sont très variables et difficiles à localiser. Par la suite, les jeunes deviennent plus mobiles et ne sont rejoints par les parents qu'au moment du nourrissage. Ceux-ci émettent alors deux types de cris faciles à localiser et présentant des caractéristiques individuelles permettant aux jeunes d'identifier les émetteurs; les jeunes ne s'approchent alors que de leurs parents. Il faut remarquer que l'un de ces cris (long call) provoque la fuite chez les poussins les plus jeunes. Par la suite, ils s'approchent de la source émettant ce même cri lorsqu'il provient de leurs parents alors qu'ils continuent à le fuir quand il est émis par d'autres oiseaux. Ces poussins ont donc acquis la capacité de discriminer entre les cris émis par différents goélands. En outre, Beer (1975, cité par Falls, 1982) a montré que les poussins âgés ne répondent pas à la diffusion du cri parental, enregistré alors qu'ils étaient plus jeunes, mais répondent normalement à un cri enregistré au moment du test. Cet apprentissage des cris parentaux est donc un processus continu.

Le troisième type de reconnaissance acoustique individuelle a été mis en évidence chez les passereaux. Il a en effet pu être montré que les mâles propriétaires d'un territoire répondent par des

manifestations agressives plus marquées lors de l'audition du chant spécifique, émis par un congénère inconnu, que lors de l'audition de ce chant émis par un autre mâle, propriétaire d'un territoire voisin. Ce comportement qui traduit une identification de l'oiseau émetteur à été décrit chez de nombreuses espèces (voir la revue de Falls, 1982).

L'hypothèse de l'habituation

Ainsi que nous l'avons déja signalé plus haut, les auteurs se sont surtout attachés à démontrer la réalité de ces phénomènes et à déterminer les paramètres acoustiques qui permettent l'identification du congénère, délaissant par là même les mécanismes qui permettent d'aboutir à ce résultat. Il existe pourtant deux types d'hypothèses pour expliquer cette reconnaissance acoustique individuelle. La première de ces hypothèses concerne la reconnaissance acoustique chez les passereaux mâles, propriétaires de territoires voisins, chez qui il a été montré que la diffusion répétitive, par l'intermédiaire d'un haut-parleur, du chant d'un mâle voisin provoque une diminution de la réponse d'approche agressive (Falls, 1969; Verner et Milligan, 1971; Petrinovich et Peeke, 1973). Cette diminution est spécifique à un chant donné et la diffusion du chant d'un autre mâle, ou du même chant mais à partir d'un autre endroit, peut rétablir la réponse initiale (Brooks et Falls, 1975a; Falls et Brooks, 1975). Ce comportement a été attribué à une "habituation" et serait lié, selon certains auteurs, à la possibilité qu'ont les oiseaux de reconnaitre leurs voisins (voir en particulier la revue de Falls, 1982). On comprend l'intérêt, pour les mâles propriétaires d'un territoire, de pouvoir identifier les oiseaux voisins, disposant eux aussi d'un territoire et qui ne représentent qu'une menace potentielle faible, et de les différencier des autres mâles de l'espèce, inconnus et représentant au contraire une menace réelle. La focalisation des comportements agressifs vers les mâles inconnus et, au contraire, la diminution des réponses envers les mâles voisins, représentent un gain important de temps et d'énergie et renforcent les chances de succés dans la reproduction. Quelques auteurs, constatant que le répertoire de certaines espèces est très riche et comprend plusieurs types de chant, font pourtant l'hypothèse que cette variété contribue

à diminuer les risques d'une habituation trop rapide (Falls et Krebs, 1975; Kroodsma, 1982b). Des contradictions apparaissent donc et les travaux de Petrinovich et Patterson (1979, 1980, 1981, 1982) et de Patterson et Petrinovich (1979) montrent d'ailleurs que cette hypothèse est insuffisante pour expliquer à elle seule les réactions des oiseaux face à la diffusion répétitive du chant spécifique. En effet, le résultat de cette diffusion est différent selon le type de réponse envisagée, le sexe de l'oiseau et le stade reproducteur. En outre, un certain nombre d'éléments interdit l'acceptation trop rapide de l'hypothèse d'une habituation; en particulier l'absence de récupération spontanée n'entre pas dans le cadre de la définition de ce phénomène telle qu'elle a été donnée par Thorpe en 1956. Quoi qu'il en soit, l'hypothèse de l'habituation a sans doute une valeur explicative dans le contexte très précis des études expérimentales décrites par les différents auteurs mais, la réaction d'un oiseau à la diffusion répétitive d'un chant, qui provient d'un haut-parleur et qui n'est pas suivi de conséquences sociales, peut ne pas refléter complètement ce qui se passe dans la nature. De ce fait, on peut se demander si les interprétations tirées des résultats obtenus dans ces conditions peuvent être extrapolées et ont véritablement une valeur explicative pour les comportements exprimés dans un contexte normal. En particulier, la définition de l'habituation suppose que la réponse provoquée par le stimulus considéré soit inconditionnelle, c'est-à-dire qu'elle n'ait jamais été associée à un renforcement de quelque nature que ce soit. Or, dans toutes les expériences décrites dans ce domaine, l'oiseau n'est jamais "naïf" et a eu l'occasion d'associer le chant spécifique avec certains éléments de son environnement, en particulier avec un certain nombre d'interactions sociales. Ce type de procédure néglige donc en grande partie l'expérience que l'oiseau sujet peut avoir de ce stimulus auditif et il est probable qu'au moment de l'expérience, l'audition de ce dernier provoque beaucoup plus qu'une réaction d'alerte.

L'hypothèse de l'apprentissage associatif

La deuxième hypothèse proposée pour expliquer la reconnaissance individuelle fait appel à un mécanisme d'apprentissage associatif.

Cette hypothèse repose sur des études menées chez le jeune nidifuge qui ont montré que l'association du stimulus visuel d'empreinte avec le cri maternel contribue à maintenir les réponses d'approche lors de l'audition de ce cri (Evans, 1972). Ce mécanisme permet en outre aux jeunes de plusieurs espèces d'effectuer une discrimination entre deux cris maternels spécifiques dont l'un a été associé à un stimulus visuel d'empreinte (Cowan, 1973, 1974a, 1974b; Cowan et Evans, 1974; Evans, 1975, 1977, 1986). Selon ces auteurs, ce mécanisme permettrait l'établissement de la reconnaissance individuelle.

Il existe donc deux théories principales pour expliquer l'ontogenèse de la reconnaissance acoustique individuelle chez les oiseaux. Un des buts de ce travail sera d'essayer d'apporter des éléments permettant de choisir entre ces deux hypothèses.

Les données résumées ci-dessus montrent que l'analyse des mécanismes impliqués dans l'ontogenèse de la reconnaissance des vocalisations est plus ou moins complète selon le niveau considéré. Seuls les travaux de Gottlieb permettent de comprendre effectivement les relations entre les facteurs maturationnels et les facteurs environnementaux dans le déterminisme de la reconnaissance spécifique. Ces travaux ayant été réalisés sur le canard colvert, il convient d'être prudent avant de généraliser ces résultats à d'autres espèces. Les études de Gottlieb (1980, 1983, 1984) sur une autre espèce de canard (Aix sponsa) mettent d'ailleurs en évidence la possibilité d'une variation dans ces mécanismes puisqu'on ne retrouve pas, par exemple, l'effet facilitateur des stimulations prénatales chez cette espèce. Cependant le grand intérêt de ces travaux est d'avoir révélé une forte interaction des facteurs génétiques et maturationnels et des facteurs environnementaux. Il est probable que ce phénomène se retrouve chez d'autres espèces, à des degrés plus ou moins marqués, et il serait intéressant de savoir ce qui se passe en particulier chez les passereaux chanteurs. Chez les espèces de ce groupe, les études sur l'apprentissage de la structure physique du chant spécifique laissent d'ailleurs entrevoir des phénomènes de ce type. En effet, bien que l'apprentissage du chant concerne surtout l'aspect production, c'est-à-dire l'autre versant du problème qui nous

préoccupe, il est intéressant de constater que chez certaines espèces, la capacité à produire le chant semble programmée génétiquement mais que le fait de disposer d'un modèle auditif, de même que les interactions sociales permettent de faire évoluer la production vocale du jeune oiseau (West et King, 1980, 1985; Payne, 1981; King et West, 1983; Baptista et Petrinovich, 1984; Petrinovich, 1985). Il serait curieux et fonctionnellement inadapté que cette relative souplesse dans la programmation des sorties motrices ne s'accompagne pas d'une souplesse analogue chez le récepteur.

POSITION DU PROBLEME

Ce n'est pas l'ontogenèse de la reconnaissance spécifique que nous avons voulu privilégier dans notre étude mais au contraire les deux autres niveaux, c'est-à-dire d'une part, le problème de l'ontogenèse de la valeur attractive globale d'un stimulus auditif et d'autre part, le problème de la reconnaissance acoustique individuelle. Notre démarche n'a pas pour objectif d'étudier la valeur réactogène de tel ou tel élément acoustique ou l'évolution de sa structure physique, ce qui a déjà fait l'objet de nombreuses études. Nous avons donc choisi de nous situer en marge de ces résultats, en négligeant volontairement cet aspect de la structure physique, pour ne nous intéresser qu'aux mécanismes. En particulier, nous nous sommes attachés à analyser le rôle de l'apprentissage et des modifications de l'environnement dans le déterminisme de la valeur attractive des vocalisations. Dans ce but nous avons eu recours à une méthode d'analyse peu fréquemment utilisée en éthologie: le conditionnement.

Au cours des relations sociales, il est évident que les stimulus qui interviennent sont multiples et appartiennent à plusieurs modalités sensorielles différentes. Toutefois, chez les oiseaux ce sont surtout la vision et l'audition qui sont prédominantes, et pour cette raison nous étudierons systématiquement les signaux auditifs en relation avec les stimulus visuels émis par les partenaires.

APPAREILLAGE
et
TECHNIQUES

I. TRAVAIL CHEZ L'ADULTE

Cette étude a été réalisée sur un psittacidé: l'Inséparable à face rose (Agapornis roseicollis). La raison du choix de cette espèce est précisée au début de la première partie de ce travail. Entre les séances expérimentales, les oiseaux sont élevés dans des cages de 120 X 60 X 60 centimètres, en couples ou en groupes de plusieurs individus.

A. ENREGISTREMENT ET ANALYSE DES SIGNAUX VOCAUX D'AGAPORNIS ROSEICOLLIS

Les enregistrements ont été réalisés dans une enceinte 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.

B. 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; + ou - 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.

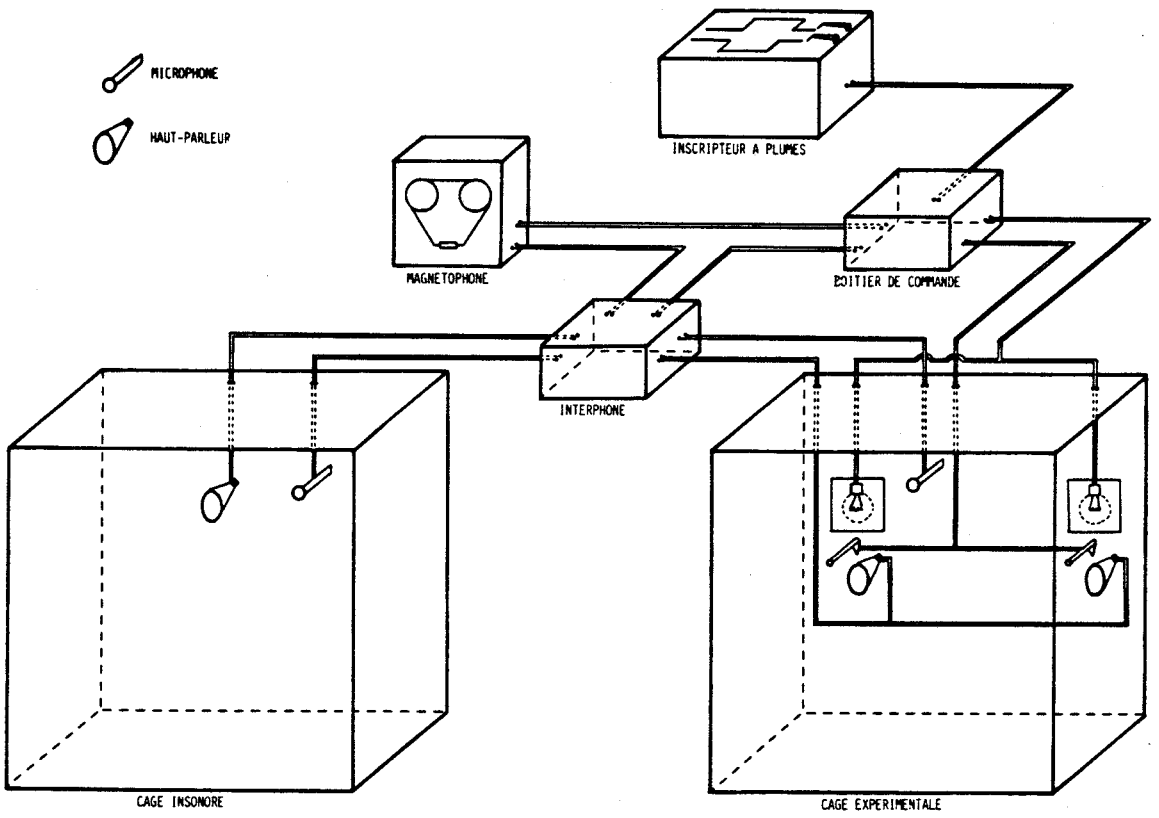
Le comportement des sujets est enregistré sur un magnétoscope, les réponses vocales des sujets étant également enregistrées sur la piste son du magnétoscope.

C. CONDITIONNEMENT OPERANT RENFORCE PAR LES STIMULUS VISUELS ET AUDITIFS EMANANT D'UN PARTENAIRE

La réalisation de ces expériences a necéssité la mise au point d'un dispositif expérimental intégrant un certain nombre d'éléments entièrement réalisés au laboratoire. Les sujets sont placés dans une cage expérimentale assourdie (-15 dB) de 0,80 m de côté et dans laquelle sont disposés, selon les cas, deux ou trois perchoirs. 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. L'appui sur les perchoirs permet également, par l'intermédiaire d'un boîtier de commande, de déclencher l'apparition des renforcements (figure 1).

Dans une première série d'expériences (chapitre II et III) 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. Dans le but



-Figure 1-

Dispositif permettant de tester la valeur renforçatrice des stimulus 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 évènements 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.

BU LILLE

d'assurer une bonne qualité acoustique nous avons choisi d'utiliser les deux voies d'un magnétophone (Révox A77) pour réaliser ce contact auditif. Un autre magnétophone (UHER 4000 report) dont la bande magnétique est montée 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 celle des réponses du partenaire, se font par l'intermédiaire de haut-parleurs (BST PF 5M) placés en dessous de chacun des perchoirs. 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 (figure 2). Nous postulons que ce stimulus représente une bonne approximation des stimulus naturels émanant d'un partenaire de l'espèce. 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) 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.

Dans une autre série expérimentale (chapitre III), le contact

BU LILLE

-Figure 2-

Photographie d'un Inséparable posé sur le perchoir qui déclenche l'apparition de son image dans la glace sans tain.

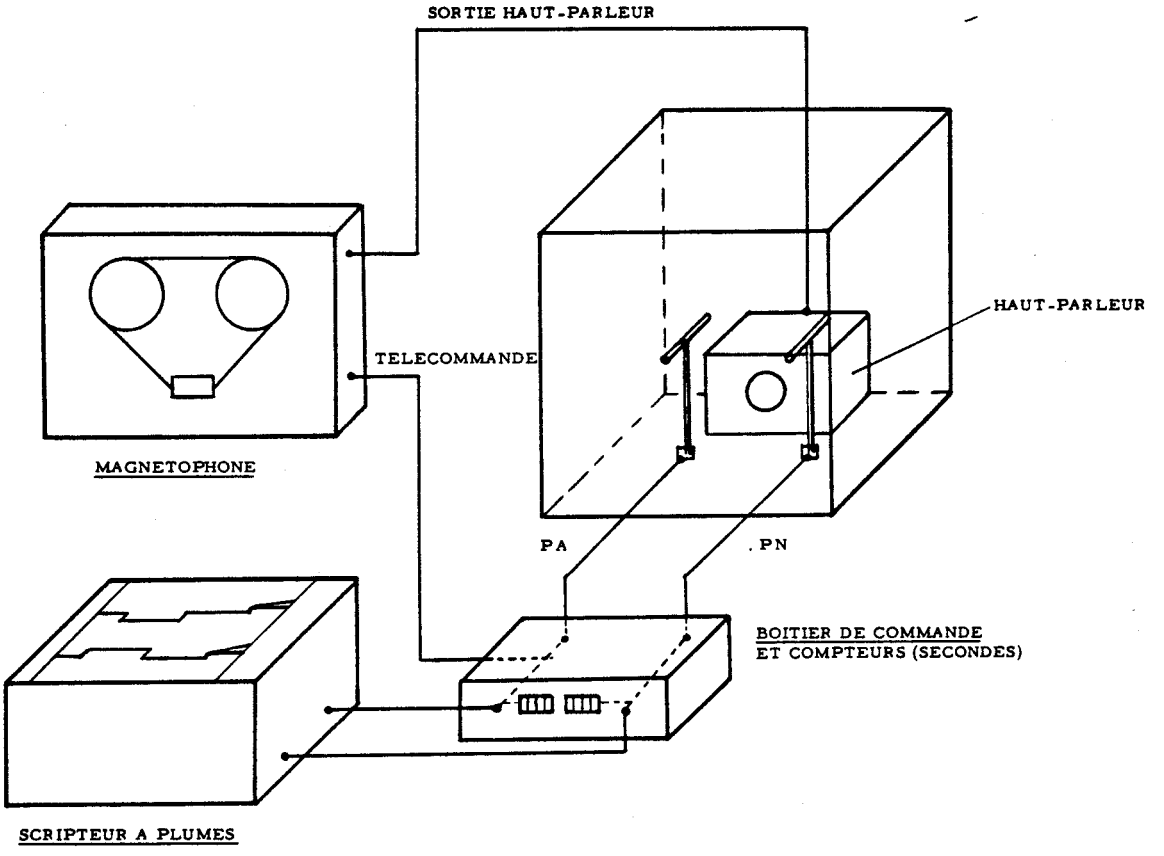
BU LILLE

direct entre deux oiseaux par l'intermédiaire d'un interphone a été remplacé par l'audition de cris de contact enregistrés. Le dispositif expérimental a donc été légèrement modifié (figure 3) et cette fois l'appui sur les perchoirs permet 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 80 à 90 dB au niveau des perchoirs (durée du cri: 200 ms environ).

Enfin, au cours d'une dernière série d'expériences (chapitre IV) c'est un stimulus auditif artificiel qui est diffusé aux oiseaux lors de l'appui sur les perchoirs. Ce stimulus artificiel est constitué d'un son pur d'une fréquence de 1000 Hz et d'une durée de 200 millisecondes. Il est diffusé répétitivement toutes les trois secondes à une intensité variant entre 60 et 80 dB. Au cours de chacune de ces séries expérimentales le comportement des oiseaux est observé à travers une paroi vitrée de la cage expérimentale, par l'intermédiaire d'un circuit fermé de télévision.

II. ETUDE CHEZ LE JEUNE OISEAU

La deuxième partie de ce travail a été réalisée sur le poussin. Les raisons de ce choix d'un jeune nidifuge seront expliquées et justifiées plus loin. Ces expériences ont nécessité la mise au point d'un dispositif expérimental entièrement nouveau, adapté à la taille et au comportement de cet oiseau. En outre, nos résultats nous ont amené à tester l'influence de stimulations prénatales sur le comportement postnatal de poussins placés en situation de conditionnement opérant. L'appareillage et les techniques nécessaires à ces expériences sont décrits ci-dessous.



-Figure 3-

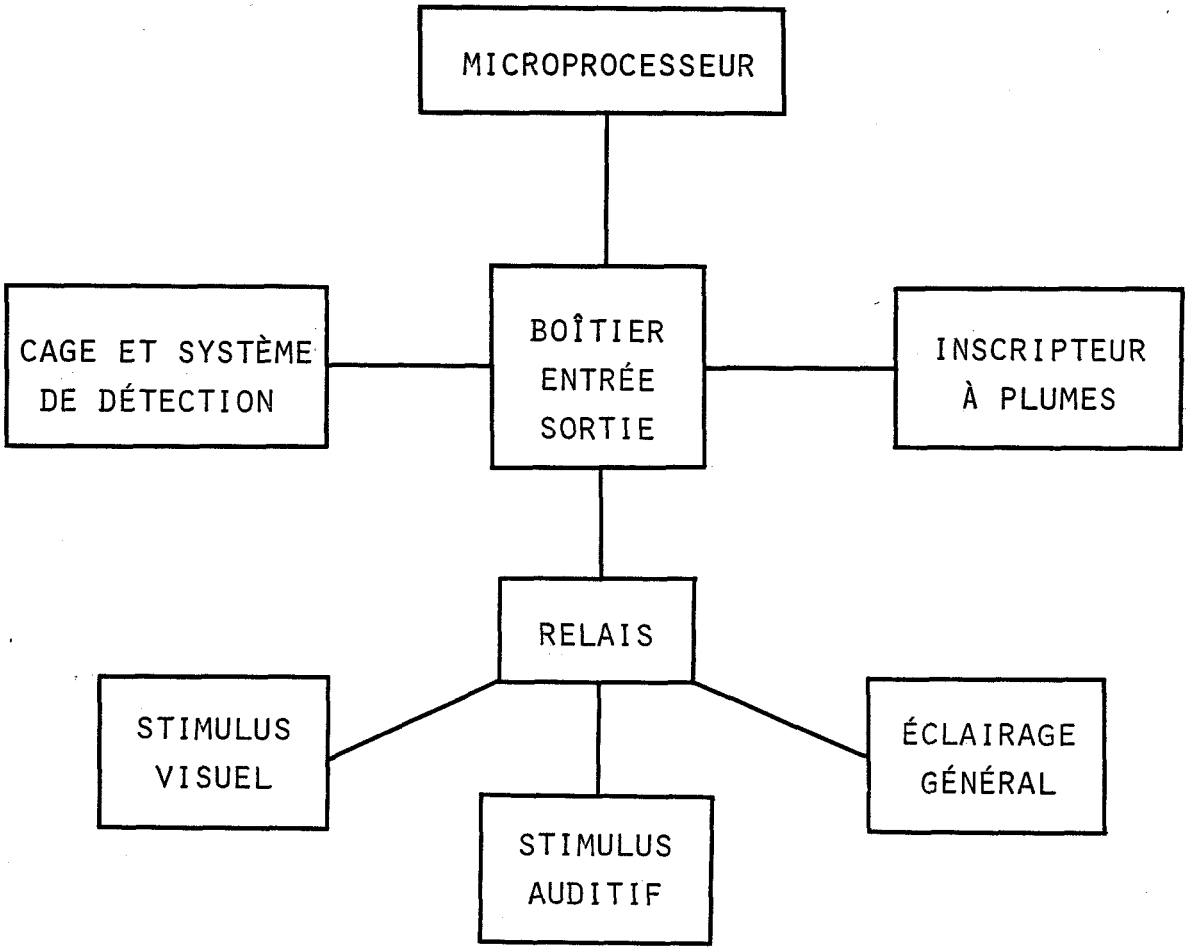
Dispositif expérimental permettant l'établissement d'un conditionnement instrumental renforcé par la diffusion de cris de contact enregistrés.

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.

A. LA CAGE EXPERIMENTALE

Au cours de ces expériences les poussins sont placés dans une cage expérimentale cubique de quarante centimètres de côté. Cette cage a été conçue pour permettre un suivi constant des déplacements du poussin. L'obtention des renforcements est conditionnée par la position de celui-ci (figure 4).

La cage expérimentale est munie de 128 cellules photo-électriques disposées régulièrement, tous les six millimètres, le long des deux côtés (64 cellules par côté: X et Y). Le poussin coupe plusieurs faisceaux à la fois sur l'axe des X et sur l'axe des Y. Dans une première version du dispositif expérimental un microprocesseur (Motorola MPU 6800) calcule sa position moyenne cinq fois par seconde et la visualise sur un écran. Des défectuosités dans l'installation électrique de la salle expérimentale ont entrainé la perte d'un nombre important de données dans plusieurs expériences. Ceci nous a amené bien sûr à recommencer ces expériences mais aussi à rénover une partie du matériel. C'est ainsi que plusieurs expériences ont été réalisées avec un autre micro-ordinateur (ORIC 1). La seule différence avec le système précédent est qu'une fraction importante du programme est écrite en Basic, ce qui a pour effet de ralentir le recueil des données et ne permet plus qu'une seule détection par seconde. Cette modification n'a apparemment pas eu de conséquences importantes sur le recueil des données. Outre son rôle dans la détection du poussin le microprocesseur gère les données et déclenche, lorsque cela est nécessaire, l'apparition ou la disparition des renforcements. L'utilisation d'une réponse de "perchage" nous est apparue peu adaptée au poussin, nous avons donc choisi un autre type de réponse et c'est le passage sur une ou plusieurs zones hachurées ou colorées (noir ou blanc), dessinées sur le plancher de la cage qui détermine l'apparition du ou des stimulus. Le nombre, la surface et le rôle de ces zones sont déterminés par programme. On peut ainsi définir au maximum deux zones actives (A et B) et deux zones de contrôle (Y et Z). Le temps de stationnement et le nombre de passages sur chacune de ces zones sont enregistrés, qu'elles soient matérialisées ou non sur



-Figure 4-

Schéma du dispositif expérimental utilisé dans la deuxième partie de ce travail.

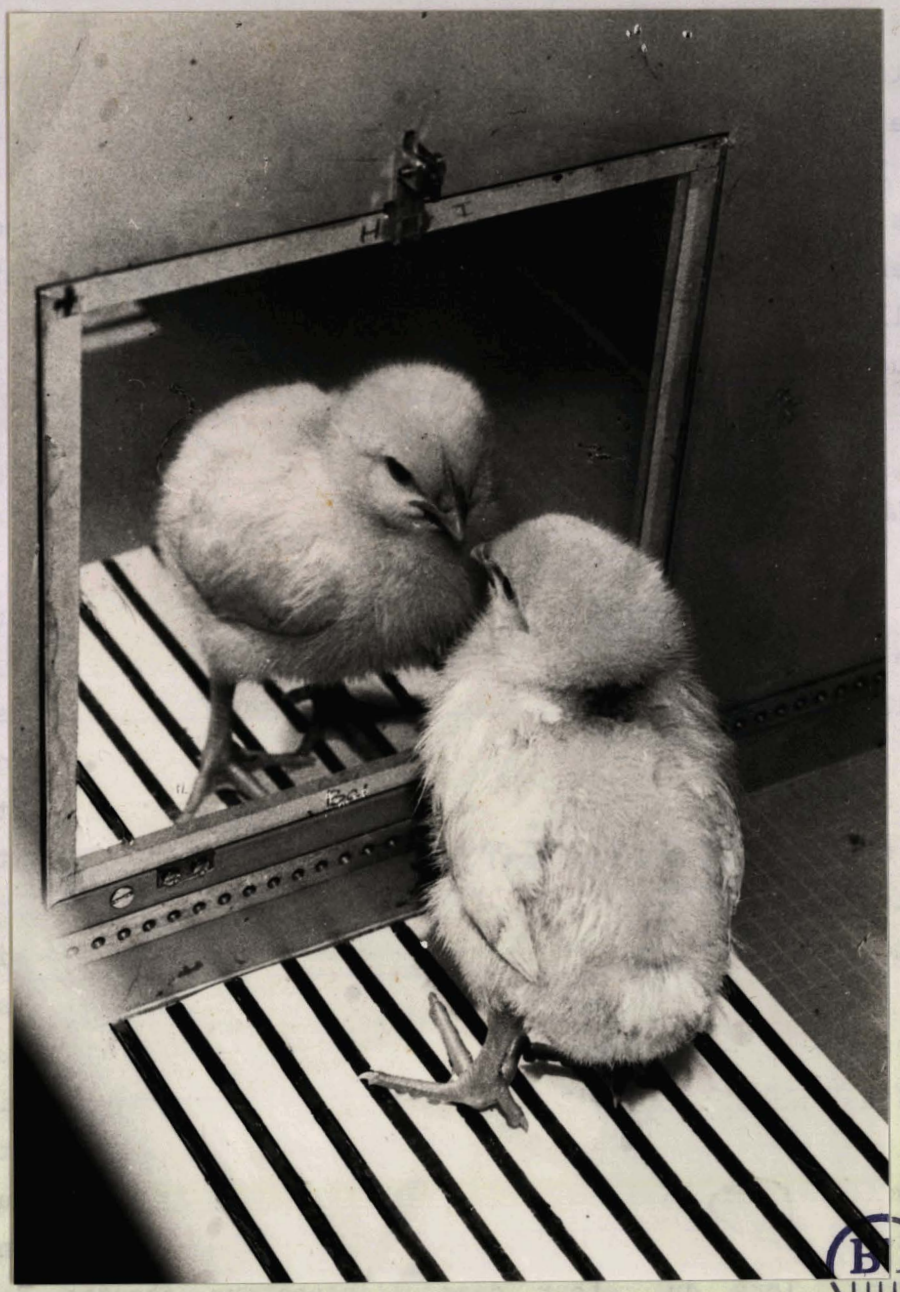
Le poussin est placé dans la cage munie de cellules photoélectriques. Celle-ci est reliée à une boite d'entrées-sorties reliée à un microprocesseur qui calcule la position moyenne de l'oiseau dans la cage et la compare à des données mémorisées définissant le nombre et la taille des différentes zones. Lorsque le poussin passe sur une zone "active", le microprocesseur commande la fermeture de relais qui déterminent l'apparition des stimulus. Ceux-ci disparaissent après que le temps de présentation se soit écoulé. A ce moment, le poussin doit sortir de la zone puis y repasser de nouveau pour faire réapparaitre le stimulus.

BU LILLE

le plancher de la cage. Lorsque cela est nécessaire il est possible d'imposer une condition: par exemple passer d'abord sur une zone déterminée pour obtenir un stimulus lors du passage sur une deuxième zone active. Dans ce cas le passage direct sur cette deuxième zone ne permet pas d'obtenir le stimulus. Les passages "renforcés" sont alors distingués de ceux qui ne le sont pas et comptabilisés indépendamment.

Nous avons utilisé quatre types de stimulus appartenant à deux modalités sensorielles: l'audition et la vision.

1. L'image du poussin dans un miroir (V; figure 5). Comme précédemment, nous avons fait l'hypothèse que cette image représente une bonne approximation des stimulus émanant d'un congénère.
2. Un stimulus lumineux (L) qui consiste en l'allumage d'ampoules électriques derrière une glace dépolie. Ce stimulus est utilisé comme contrôle de l'expérience précédente dans le but de voir si les résultats obtenus au cours de cette expérience ne sont pas liés à des variations d'intensité lumineuse. Dans les expériences où ce stimulus lumineux est présent, comme dans celles où c'est le stimulus "V" qui est utilisé, un système de ventilation atténue les variations de températures au niveau des glaces dépolies ou des miroirs.
3. Un stimulus auditif "naturel": l'enregistrement des cris (C) émis par un groupe de poussins au repos. Ces cris sont constitués en grande majorité de "cris de confort". Nous avons qualifié ce type de vocalisations de "gazouillis". La séquence, enregistrée sur une bande magnétique montée en boucle fermée, dure 90 secondes. Dans certains cas ce sont les cris de poussins "connus", c'est-à-dire appartenant au même groupe que le sujet, qui ont été utilisés, dans d'autres cas au contraire les cris proviennent d'un groupe de poussins "inconnus" du sujet. Au cours de l'une des expériences décrites au chapitre III des poussins ont été isolés par paire. Ce sont alors les cris de l'un des individus de la paire qui ont été utilisés.
4. Des stimulus auditifs artificiels constitués soit par un son pur (S1) de 1000 Hz durant 200 millisecondes diffusé de manière



-Figure 5-

Photographie d'un poussin observant sa propre image.

Les zones "actives" sont matérialisées sur le plancher de la cage sous la forme de hachures noires et blanches.

BU LILLE

répétitive toutes les trois secondes à une intensité comprise entre 75 et 80 dB, soit par un autre son pur de 500 Hz diffusé dans les mêmes conditions (S2).

Ces stimulus sont présentés pendant un maximum de 20 secondes, ou s'arrêtent dès que le poussin quitte la zone active. Ceci, ainsi que la taille et la fonction des différentes zones, sera précisé au début de chaque chapitre dans le paragraphe procédure.

B. LES STIMULATIONS PRENATALES

Le stimulus auditif utilisé lors de ces stimulations prénatales consiste en la diffusion du son pur décrit précédemment (S1: 1000 Hz, 200 millisecondes diffusé toutes les trois secondes). Ce son a été diffusé à des embryons en fin d'incubation à partir de l'âge de 18 jours. On sait en effet que le système auditif est fonctionnel à partir de cet âge (Konishi, 1973). Deux conditions de stimulation ont été testées:

1. Le stimulus auditif est diffusé aux embryons deux fois par jour durant un quart d'heure lors de la rentrée des oeufs dans l'incubateur. L'incubation, pour être menée à bien, implique en effet que les oeufs soient retirés de l'incubateur deux fois par jour, laissés à l'extérieur et donc refroidis pendant des périodes de plus en plus longues (de 6 minutes jusqu'à 20 minutes) et retournés. Le fait de stimuler auditivement les embryons lors du retour dans l'incubateur aboutit donc à associer les stimulations auditives à un réchauffement ou à un retournement. Cette procédure mime les conditions naturelles: on sait en effet que la poule abandonne ses oeufs pour s'alimenter puis revient sur son nid, retourne ses oeufs et émet des vocalisations (gloussements maternels).

2) Dans une autre condition expérimentale le stimulus auditif est diffusé à des embryons du même âge, mais à des moments différents et de ce fait non associé à un réchauffement ou à un retournement.

Dans chacune des conditions les poussins sont stimulés durant les trois derniers jours d'incubation, soit six fois un quart d'heure.

ETUDE CHEZ L'OISEAU ADULTE

Dans la première partie de ce travail nous nous sommes attaché à analyser le rôle des stimulus intervenant dans les processus d'attraction sociale dans le but d'essayer de comprendre les mécanismes qui sont à l'origine de la valeur attractive des signaux vocaux et du phénomène de reconnaissance individuelle. Ainsi que cela a été évoqué dans l'introduction, ces phénomènes ont été mis en évidence chez plusieurs espèces aussi bien chez le jeune que chez l'adulte. Nous avons pensé que pour réaliser ce type d'étude il était intéressant d'utiliser une espèce "sociale" c'est-à-dire une espèce chez laquelle les membres d'un même groupe et à plus forte raison d'un même couple sont unis par des liens puissants et durables. Les oiseaux qui appartiennent 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. Ceci nous a permis de nous affranchir partiellement des problèmes liés aux variations saisonnières de la durée de l'éclairement. En outre certaines de ces espèces émettent des duos qui assurent une reconnaissance acoustique efficace du partenaire du couple et parfois du partenaire du groupe.

Nous avons choisi de faire porter notre étude sur une espèce de psittacidés: l'Inséparable à face rose (Agapornis roseicollis). Le comportement de ces oiseaux a été décrit par Dilger (1960) qui a montré que cette espèce forme des groupes, composés de couples stables, et qui peuvent comprendre plusieurs centaines d'individus. La cohérence de ces couples et de ces groupes repose sur l'échange fréquent de signaux vocaux qui assurent le maintien d'un contact auditif lors des déplacements des oiseaux. Mebes (1978) a montré que cette espèce émet des duos qui servent à la reconnaissance du partenaire du couple. Cette reconnaissance, fondée sur l'audition des cris du partenaire, est possible même dans des conditions peu

favorables, par exemple lorsque le couple est perdu au milieu de nombreux autres individus et que le niveau sonore ambiant est élevé (Busnel et Mebes, 1975). L'audition de certains de ces cris provoque une réponse d'approche vers la source sonore (Wheeler, 1983).

CHAPITRE I

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

Avant d'entreprendre l'étude du comportement des oiseaux lorsqu'ils sont placés dans une procédure de conditionnement opérant leur permettant d'obtenir certains des stimulus intervenant dans les phénomènes d'attraction sociale, il était nécessaire de connaître les principaux signaux sonores et leur signification. Ceci nous a permis de mettre en évidence le rôle particulier du cri de contact social dans les relations interindividuelles; nous avons ensuite tenté de quantifier les réactions motrices d'approche provoquées par ce cri.

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

L'objet de ce travail n'est pas de faire une étude exhaustive du répertoire vocal d'Agapornis roseicollis. Dans ce premier chapitre nous nous sommes donc simplement attaché à déterminer les vocalisations les plus caractéristiques et le plus fréquemment émises par l'inséparable à face rose. Notre but était, en effet, de connaître la signification des cris qui interviennent le plus souvent dans les interactions sociales de l'Inséparable et en particulier ceux qui interviennent dans le maintien de la cohésion sociale. Parmi toutes les vocalisations enregistrées, nous n'avons donc analysé qu'un certain nombre de cris sélectionnés en raison de leur fréquence élevée d'émission.

Procédure

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 critiquable 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. De la même façon l'analyse des paramètres physiques n'est que superficielle et peut donc apparaître insuffisante pour le spécialiste. Cette analyse nous a cependant fourni assez de données pour étayer ce classement qui, rappelons le, n'était destiné qu'à nous permettre de mettre en évidence le type de vocalisation le plus approprié pour atteindre le but que nous nous étions fixé.

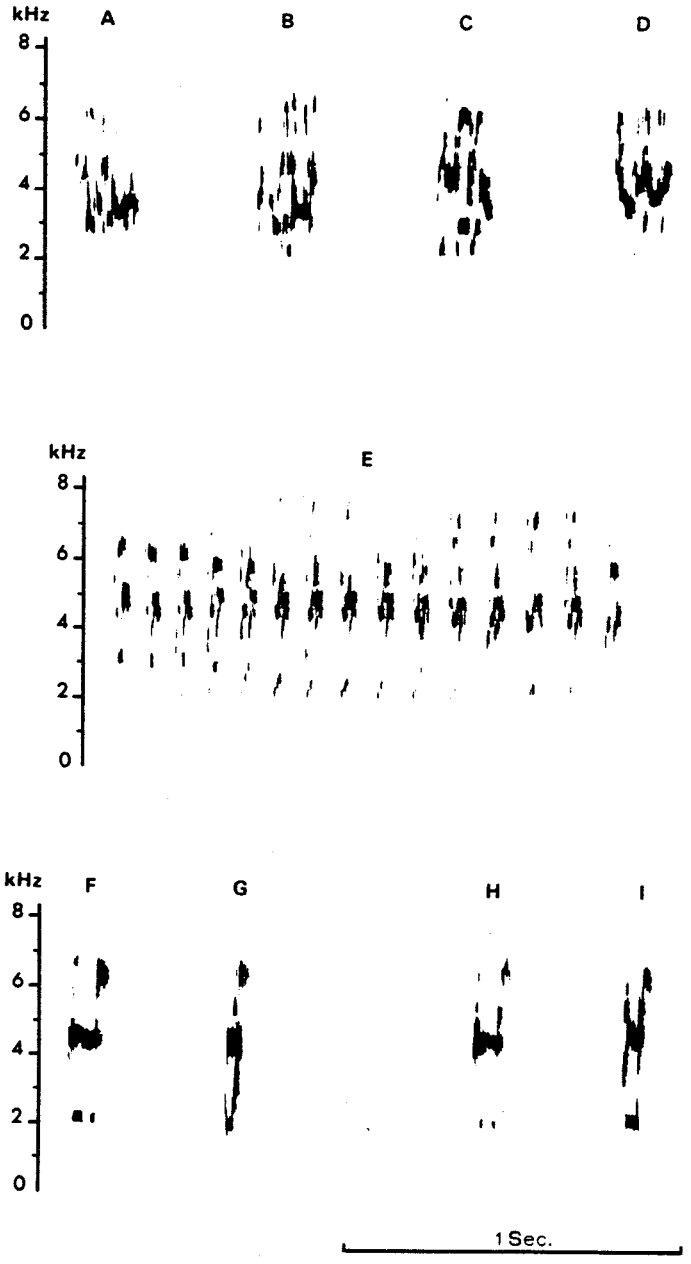
Résultats

Des sonogrammes représentant des exemples typiques des vocalisations retenues sont reproduits sur la figure 6, leurs caractéristiques physiques étant résumées dans le tableau I (les tableaux sont regroupés dans l'annexe 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 (2,9 à 5 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.



-Figure 6-

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.

BU LILLE

2. Le Cri d'Alarme

Il s'agit d'un cri très bref émis dans une bande de fréquence relativement élevée (3,6 à 6,9 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 source sonore diffusant les cris d'alarme du partenaire du couple.

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 d'éléments 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. En revanche, 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); Wheeler (1983) a montré l'importance de la covariation des paramètres physiques et en particulier de la durée des silences et des éléments sonores 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.

Conclusion

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 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 diminution ou 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, 1983). C'est le 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 placé des oiseaux dans une situation de choix entre deux cris provenant de deux individus différents et nous avons noté les réactions des sujets à la diffusion alternée de ces vocalisations.

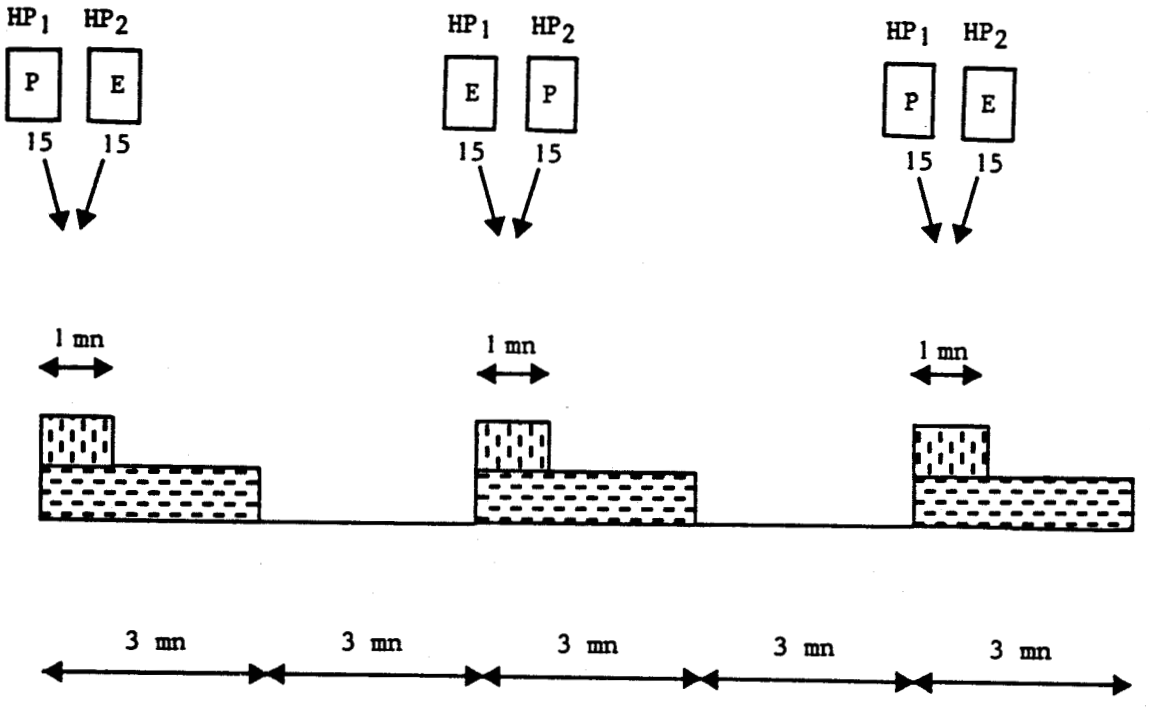
Procédure

Dix-huit oiseaux répartis en trois groupes ont été utilisés comme sujets. Ils subissent deux séries de trois séances expérimentales, séparées par trois 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 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 (figure 7).

Trois types de situations expérimentales ont été réalisés 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 congénère inconnu: six sujets (situation "couple")
- partenaire du groupe contre congénère inconnu: six sujets (situation "groupe")
- congénère inconnu contre congénère 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



BU LILLE

-Figure 7-

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

disposions;

L'analyse des réactions nous a amené 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) définis comme étant des ébauches d'envol ou de mouvements d'approche non concrétisés
- 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 de même type mais émis par des individus différents. Une analyse statistique a été effectuée sur le nombre et la nature de ces réponses (test du X2).

Résultats

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; $X2=23,15$; $p<.001$). En outre, ces comportements sont très nettement orientés vers le haut-parleur diffusant les vocalisations du partenaire connu (Tableau II; $X2=5,54$; $p<.05$). Enfin, lorsque c'est le cri du partenaire du couple qui est émis, le nombre de ces comportements de recherche double ($X2=11,58$; $p<.001$) 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.

Conclusion

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 mieux connu. Nos résultats confirment et complètent ceux de Wheeler (1972); cependant, il faut remarquer 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 II

ETUDE COMPAREE DES STIMULUS AUDITIFS ET VISUELS DANS UNE PROCEDURE DE CONDITIONNEMENT OPERANT.

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 REPONSE 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.

Procédure

Le niveau spontané de perchage a été déterminé préalablement à la première expérience en plaçant chacun des sujets 30 minutes (1800s) 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 réaliser cette égalisation 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 X2). Le seuil de signification retenu pour toutes les expériences de ce travail est de .05.

Résultats

1. Apprentissage

La figure 8 montre l'évolution de la moyenne des durées d'appui des seize sujets sur le PR. Dès le premier jour, la durée moyenne de perchage sur le PR (1098 s) est supérieure à celle enregistrée sur le PNR (360 s). Cette tendance s'accentue au cours des séances expérimentales pour finalement atteindre un plateau proche du maximum (1748s dès le 7e 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 présente 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 ($X2=62,34$; $p<.001$) (Tableau IV).

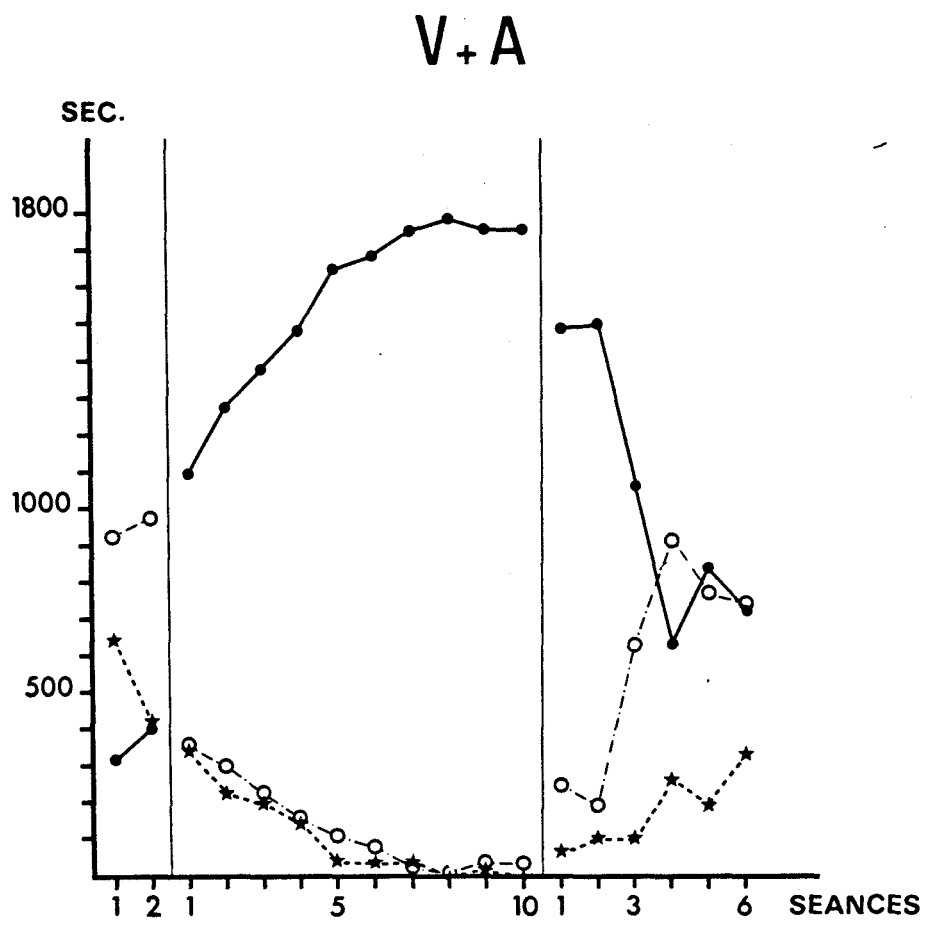
2. Extinction

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 ($X2=3,28$; NS).

Conclusion

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 de contact social clairement mis en évidence par la recherche active des stimulus visuels et auditifs, et le choix très net du perchoir permettant leur apparition.



BU LILLE

-Figure 8-

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 d'appui spontané. 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 9 et 10.

●——● : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir renforcé.
o—·—·o : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir non renforcé.
---- : temps passé hors des perchoirs (THP).

Dans les expériences suivantes, nous tenterons de déterminer le rôle respectif des stimulus visuels et auditifs dans la satisfaction de ce besoin.

II. ROLES RESPECTIFS DES FACTEURS VISUELS ET AUDITIFS

Dans ces expériences, le renforcement est constitué 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.

Procédure

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 stimulus visuel, puis, après une phase d'extinction, le stimulus auditif dans l'apprentissage suivant. Le sous-groupe "b" (composé également de quatre couples) obtient d'abord le stimulus auditif, puis, après extinction, le stimulus visuel. Cette inversion dans la présentation des stimulus selon les sous-groupes permet 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.

Résultats

1. Sous-Groupe "a": Renforcement Visuel Suivi du Renforcement Auditif

A) Renforcement visuel (situation V)

a) 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 s contre 131,7 s

(figure 9). Le choix des perchoirs est très significatif ($F(1,8)=22,09$; $p<.01$), 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 ($X2=5,55$; $p<.05$).

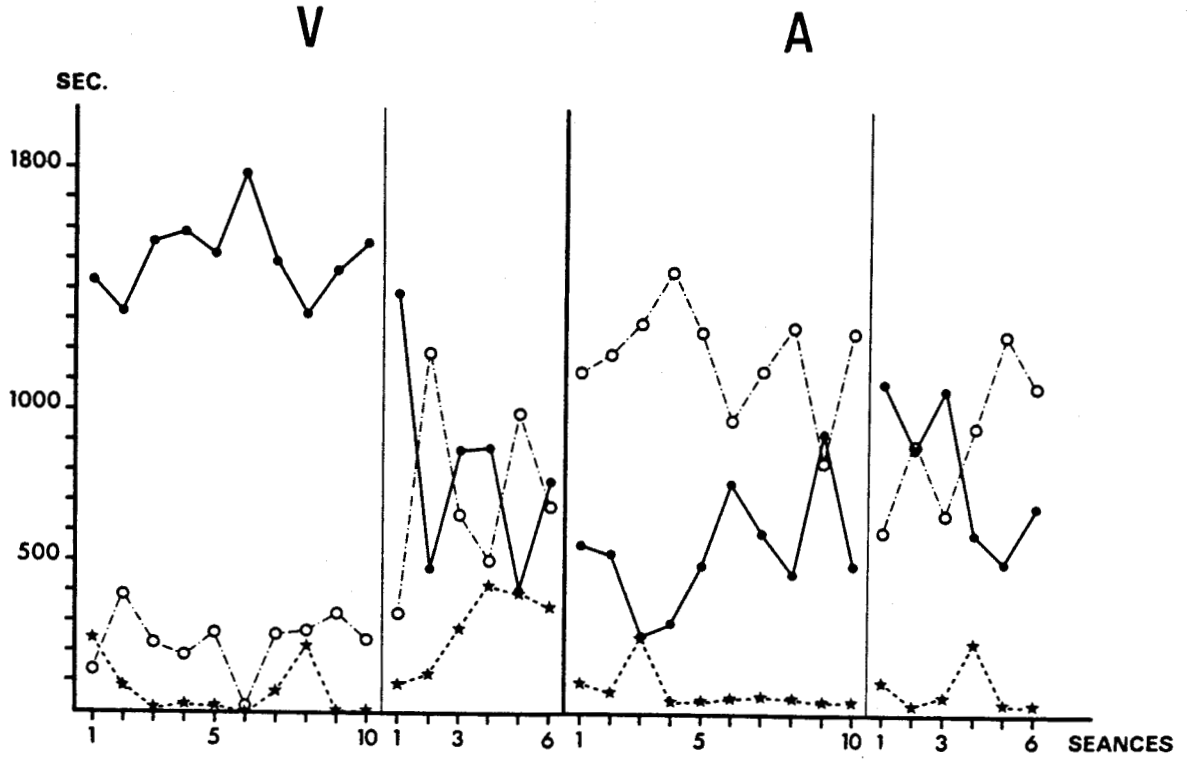
b) Extinction

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 (figure 9). 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 ($X2=3,82$; NS).

B) Renforcement auditif (situation A)

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 (figure 9). 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 des durées d'appui sur le PR et sur le PNR n'est pas statistiquement significative ($F(1,7)=2,92$; NS). Le nombre d'appuis, bien que très élevé, ne traduit aucun choix préférentiel ($X2=0,04$; NS) (Tableau V).



-Figure 9-

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.

BU LILLE

b) 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 ($X2=22,53$; $p<.001$; calcul réalisé sur les moyennes journalières).

2. Sous-Groupe "b": Renforcement Auditif Suivi du Renforcement Visuel

A) Renforcement auditif (situation A)

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) (figure 10).

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 ($X2=0,16$; NS) (Tableau V).

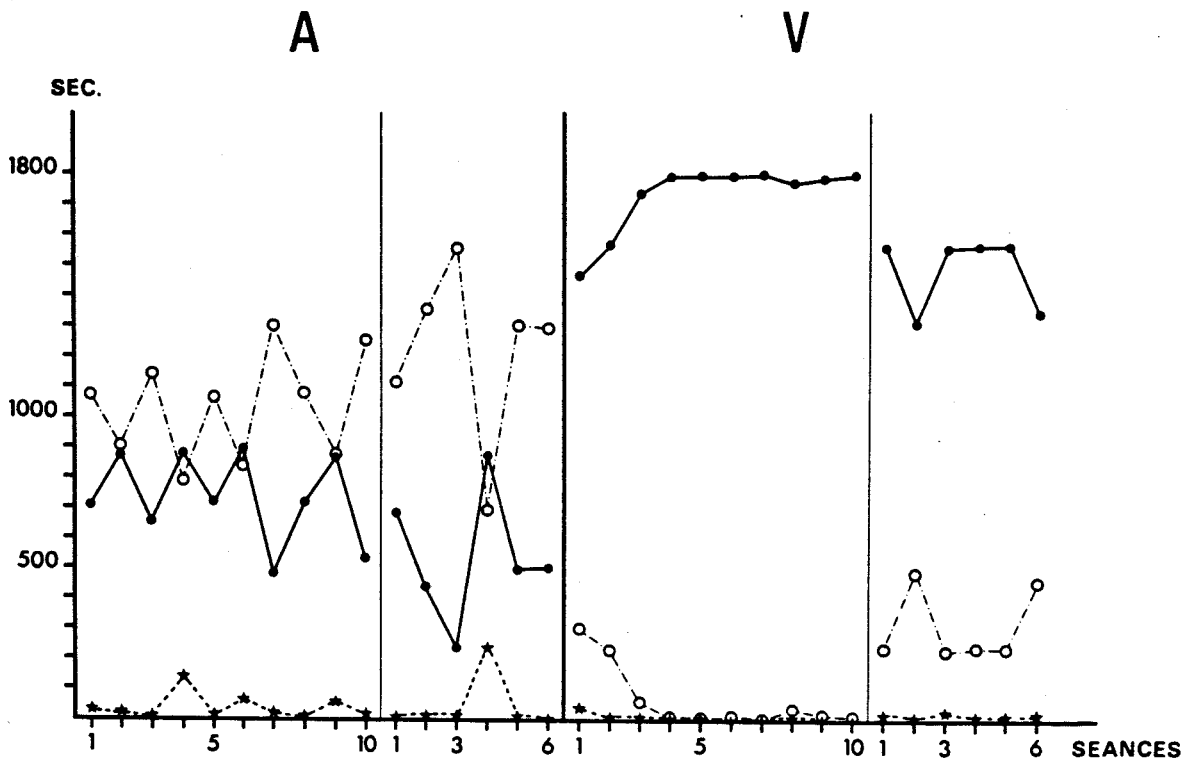
b) Extinction

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 ($X2=5,19$; $p<.05$).

B) Renforcement visuel (situation V)

a) 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 (figure 10). Dès la première séance, la durée moyenne d'appui sur le PR est très



-Figure 10-

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.

BU LILLE

élevée (1463,7 s) et celle-ci augmente rapidement pour atteindre le troisième jour une valeur proche du maximum, traduisant ainsi un choix très significatif de ce perchoir ($F(1,7)=348,25$; $p<.001$). 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 ($X2=162,57$; $p<.001$) et ne diffèrent pas significativement selon le perchoir ($X2=0,33$; NS).

b) 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.

Conclusion

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 qu'agent renforçateur, alors que ce choix n'est jamais significatif quand la réponse opérante déclenche l'audition du partenaire. 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 stimulus présenté, 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.

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

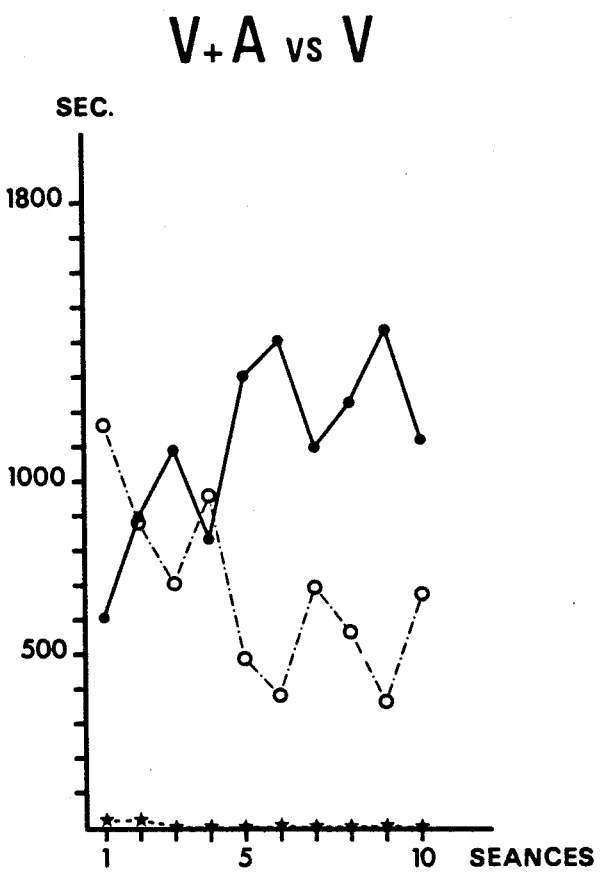
Les expériences précédentes ne nous ont pas permis de différencier de manière significative les effets renforçateurs des stimulus visuels (artificiellement présentés seuls), de ceux de l'association des stimulus visuels et auditifs (plus proches de la situation naturelle). Ceci nous a incité, en raison 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.

Procédure

Nous avons placé les seize 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).

Résultats

Les données numériques (figure 11) montrent qu'au cours des séances, les oiseaux passent de plus en plus de temps sur le perchoir renforcé par les deux modalités sensorielles ($F(9,135)=2,12$; $p<.05$). Les données relatives aux nombres d'appuis confirment ce choix (nombre total d'appuis sur le perchoir V+A=228; sur le perchoir V=168; $X2=9,09$; $p<.01$). Les stimulus auditifs provenant du partenaire ajoutent une valence positive aux stimulus visuels, cependant cette différence n'atteint pas le seuil de significativité en ce qui concerne les durées ($F(1,15)=3,09$; NS; durée moyenne des appuis sur le perchoir V+A=1104 s; sur le perchoir V=689 s).



BU
LILLE

-Figure 11-

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 se traduit, séance après séance, par une augmention significative du temps passé sur le perchoir renforcé par V + A.

●——● : 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.

IV.CONCLUSION ET DISCUSSION

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 de contact 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 à ce besoin.

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 stimulus trés appétitif et la comparaison avec les résultats obtenus lors de la présentation de la "Vision seule" montre que l'audition simultanée des vocalisations 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 ne constitue pas un stimulus appétitif. Le comportement des oiseaux dans

cette condition semble même indiquer un effet aversif de ce stimulus. On sait que l'extinction d'un conditionnement dont le renforcement est aversif est beaucoup plus longue que celle observée lorsque le stimulus présenté est appétitif. Le fait que, dans cette condition, le choix des oiseaux ne se modifie pas de manière significative pourrait donc aller dans le sens de cette interprétation.

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 déclenchant l'émission sonore. On observe, effectivement, 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 longuement 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 la tendance à 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 le comportement enregistré sur le 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 valeur 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 expérimentales 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 valence 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. Le comportement observé en situation "Audition seule" ne serait alors dû qu'à l'effet de contraste entre V (ou V + A) 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 agent renforçateur positif dans une procédure de conditionnement opérant peut entraîner un évitement (Wagner, 1969). Selon Gray (1976), après l'obtention d'un certain nombre de renforcements, l'animal est en attente du renforcement (expectation of reward). Si ce renforcement n'est pas donné après la réponse opérante, une réponse (par exemple un changement d'état au niveau du système nerveux) se produit de manière inconditionnelle. Ceci est désigné sous le terme de "frustration". Selon Gray, la frustration constitue un état aversif qui conduit l'animal à éviter les stimulus qui l'engendrent. Les stimulus associés à cet état peuvent devenir des stimulus conditionnés provoquant une frustration conditionnée. Des exemples de l'évitement de stimulus ainsi associés à l'omission d'un renforcement sont donnés par Rilling,

Askew, Ahlskog et Kramer (1969) et Terrace (1971) qui montrent que l'on peut entrainer des pigeons à donner un coup 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 conséquense unique d'arrêter cette stimulation, les auteurs concluent que les coups de becs sont récompensés par l'échappement au stimulus annonçant la non présentation du renforcement alimentaire, c'est-à-dire la frustration. Pour ce qui concerne nos résultats, nous avons montré que les oiseaux tendent à passer moins de temps sur le perchoir qui permet l'audition du partenaire du couple. 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 agent renforçateur 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, la tendance à l'évitement observée pourrait être due à un phénomène de frustration.

On peut alors se demander si ce comportement est dépendant de l'identité du répondeur, en l'occurence 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 III

EVITEMENT DES VOCALISATIONS.

Les résultats de la série expérimentale précédente mettent clairement en évidence la différence de valence 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 mettre en évidence, 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.

Procédure

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 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. Par souci de cohérence avec les expériences précédentes, les durées de l'apprentissage et de l'extinction sont maintenues respectivement à dix et six séances.

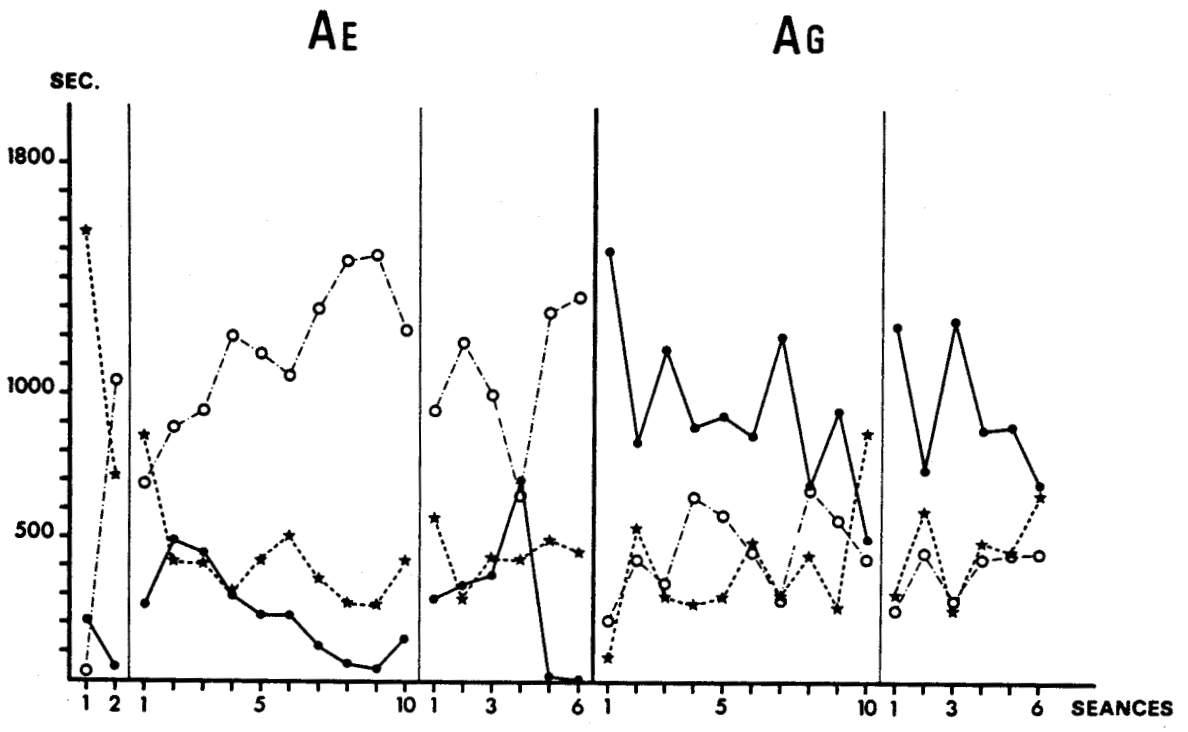
Résultats

1. Audition d'un Partenaire Spécifique Etranger au Groupe

A) Apprentissage

La figure 12 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 VI). 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 X). Le nombre des appuis est considérable et dépasse largement la valeur enregistrée lors des situations "audition seule" précédemment décrites (Tableau X). Cette activité est nettement orientée vers le PNR ($X2=130,11$; $p<.001$).



-Figure 12-

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 (AE). 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.
o-·-·-o : moyenne des durées quotidiennes d'appui sur le perchoir non renforcé.
---- : temps passé hors des perchoirs.

B) 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 persistance de l'évitement du perchoir précédemment renforcé.

On enregistre une forte diminution du nombre d'appuis sur les deux perchoirs ($X2=111,34$; $p<.001$), mais les préférences enregistrées au cours de l'apprentissage persistent ($X2=115,06$, $p<.001$).

2. Audition d'un Partenaire du Groupe

L'expérience précédente confirme 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 à nouveau sujets, mais également à plusieurs reprises "répondeurs". Comme précédemment, pour éviter les problèmes liés à l'identification vocale du sexe du répondeur, 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.

A) 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 ($X2=1042,7$; $p<.001$), c'est-à-dire le perchoir renforcé.

B) 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 ($X2=168,04$; $p<.001$).

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 valence 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.

Conclusion

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, présentées seules, 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 valence négative des vocalisations dans cette situation.

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 appétitive, le nombre et la durée des appuis sur le perchoir renforcé devront augmenter.

Procédure

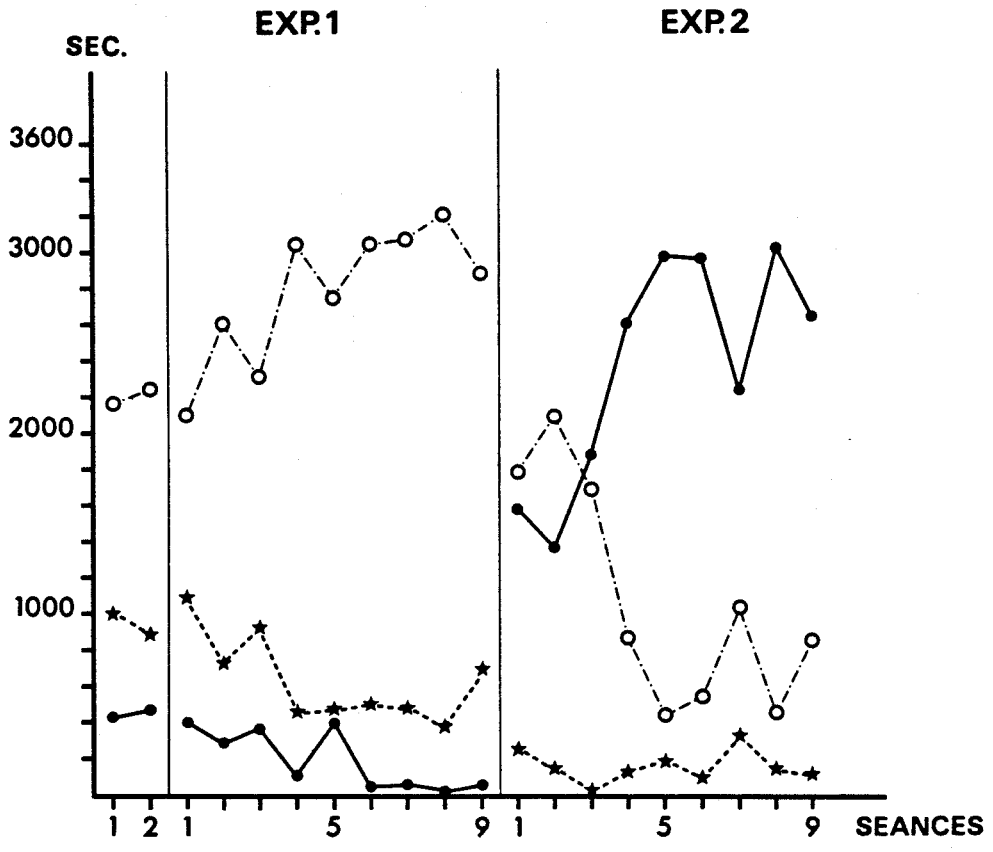
Dix oiseaux ont été utilisés: 5 adultes (âgés de plus d'un an), dont un seul couple, et 5 jeunes non accouplés (d'âges compris entre trois et six mois). Les cris de contact social retenus comme agents renforçateurs proviennent d'un oiseau vivant dans la même pièce que les sujets expérimentaux, mais qui 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 minutes (3600 s) 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.

Résultats

Expérience 1

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, 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 séance et disparaissent totalement en quelques jours.



-Figure 13-

BU LILLE

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 12.

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 (figure 13). 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 oiseaux (Tableau VII). Les adultes ont une activité assez faible, alors que les jeunes présentent une activité importante ($X2=130$; $p<.001$). La comparaison des nombres d'appuis sur chaque perchoir confirme le choix préférentiel du PNR par les sujets ($X2=47,8$; $p<.001$) (Tableau VII). Ces résultats montrent que les oiseux évitent le perchoir qui entraîne l'émission des cris de contact.

Expérience 2

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 (figure 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 ($X2=91,6$; $p<.001$) et, comme dans la première expérience, il existe une différence très marquée entre les jeunes et les adultes ($X2=1467,6$; $p<.001$). L'activité des adultes reste faible, alors que celle des jeunes oiseaux double par rapport à la première expérience ($X2=409,8$; $p<.001$) (Tableau VII).

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.

Conclusion

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 probablement, dans le contexte expérimental où sont placés les oiseaux, le signal 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 avions 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.

III. EFFET DE LA DIFFUSION DE CRIS DE CONTACT ENREGISTRES SUR LA VALEUR RENFORCATRICE DE L'IMAGE DE L'OISEAU

Cette expérience a été réalisée pour lever le doute qui pouvait subsister quant aux conditions de présentation des cris de contact dans l'expérience précédente. En effet, le caractère répétitif et artificiel de la diffusion de ces cris peut apparaître profondément inhabituel aux sujets et, de ce fait, les rendre aversifs. Dans une autre expérience (chapitre III), il avait été montré que la présentation simultanée des vocalisations du partenaire et de l'image de l'oiseau dans un miroir constitue un agent renforçateur positif plus efficace que la seule présentation de ce stimulus visuel. Nous avons donc voulu évaluer l'influence des conditions particulières à l'expérience précédente et dans une troisième partie nous avons étudié l'effet de la diffusion de cris de contact enregistrés sur la valeur renforçatrice de l'image de l'oiseau dans un miroir.

Procédure

Huit nouveaux oiseaux ont été utilisés dans cette expérience pour laquelle le dispositif expérimental a été légèrement modifié. Les oiseaux sont placés dans une cage assourdie de forme cubique (80 centimètres de côté) munie de trois perchoirs. C'est pour mettre en évidence l'évolution du comportement sur chaque perchoir dans une expérience où deux stimulus fortement appétitifs sont présentés concurremment que nous avons choisi d'introduire ce troisième perchoir. Comme précédemment chaque perchoir est connecté à un micro-contact qui permet de commander le déclenchement des stimulus visuels ou auditifs. Le stimulus auditif est constitué de cris de contact enregistrés (parmi les autres partenaires du groupe) et présentés de manière répétitive. Afin d'éliminer d'éventuels problèmes liés à la reconnaissance acoustique du sexe, les cris diffusés proviennent, pour chaque sujet, d'un individu différent lors de chaque nouvelle séance expérimentale. En outre, l'ordre de passage des sujets

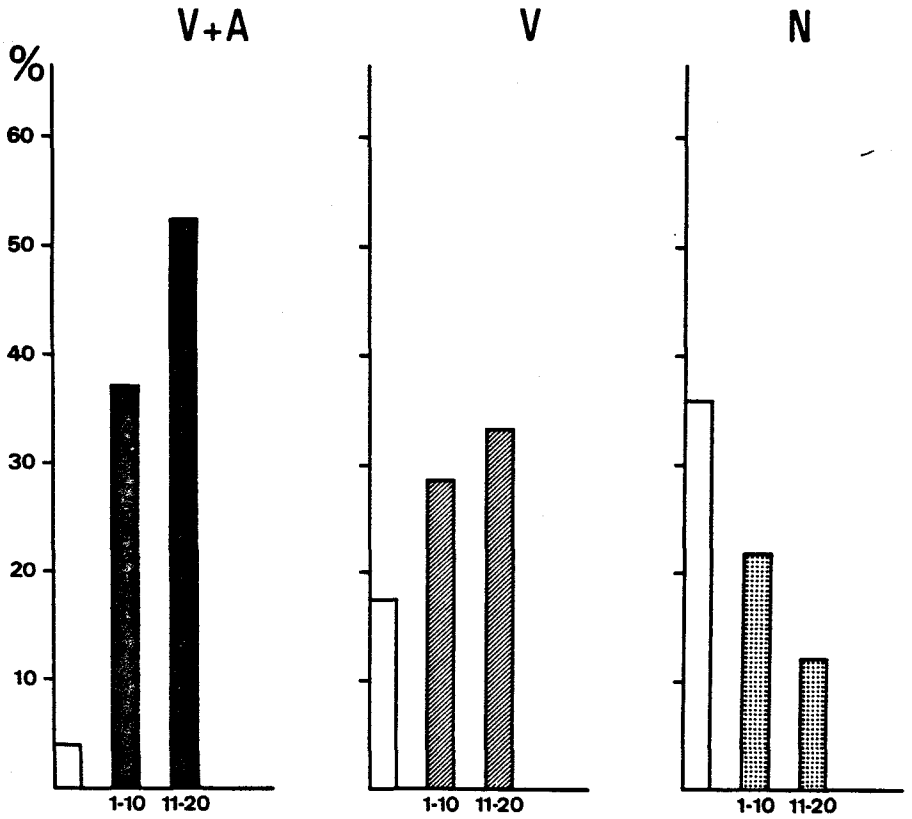
est également modifié lors de chaque séance de manière à minimiser l'influence du rythme nycthéméral sur le niveau d'activité des oiseaux.

Le niveau spontané de perchage a été déterminé au cours de trois séances d'un quart d'heure durant lesquelles aucun renforcement n'a été associé à la réponse instrumentale. A la fin de ces trois sessions, le perchoir sur lequel l'oiseau a séjourné le plus longtemps est qualifié de perchoir "préféré"; par la suite ce perchoir devient le perchoir neutre (N) et ne déclenche l'apparition d'aucun stimulus. L'appui sur le perchoir "suivant" dans l'ordre des préférences est renforcé par la présentation du stimulus visuel (V). Enfin l'appui sur le dernier perchoir permet d'obtenir la présentation simultanée de l'agent renforçateur visuel et des cris de contact enregistrés (V + A). Au cours de ces séances préliminaires il n'a pas été noté de préférence systématique de l'ensemble des sujets pour l'un ou l'autre perchoir. Durant l'expérience proprement dite les sujets sont placés dans la cage expérimentale, 15 minutes, deux fois par jour pendant 10 jours. A la fin de chaque session expérimentale les oiseaux réintègrent leur volière et retrouvent leurs partenaires. Les deux stimulus V + A et V sont présentés durant un maximum de 10 secondes après chaque appui et s'arrêtent dès que l'oiseau quitte le perchoir.

Résultats

Le temps moyen passé sur le perchoir V + A durant les dix premières séances est de 335 secondes soit 37.2% de la durée totale d'une séance (niveau spontané: 35 secondes). Au cours des dix séances suivantes le temps moyen d'appui sur ce perchoir augmente jusqu'à 472 secondes soit 52.4% du maximum. L'analyse de variance réalisée sur les dix premières séances montre que l'évolution de la durée d'appui sur ce perchoir est significative ($F(9\text{-}63)=3.30$, $p<.01$). L'augmentation du temps passé sur le perchoir V + A semble donc résulter d'un apprentissage (figure 14).

Le temps moyen passé sur le perchoir V pendant les 10 premières sessions est de 257 sec (28.5%). Durant les dix dernières sessions ce temps augmente légèrement jusqu'à 300 secondes (33.3%). La différence entre les temps passés sur les perchoirs V + A et V au cours de cette



BU LILLE

-Figure 14-

Effet de l'audition du cri de contact sur la valeur renforçatrice de l'image de l'oiseau: durée moyenne d'appui sur chacun des perchoirs.

Dans une situation de choix entre 1) la présentation simultanée de sa propre image dans un miroir et de l'audition de cris de contacts enregistrés (V + A) et 2) la seule vision de son image (V), les oiseaux passent significativement plus de temps sur le perchoir qui leur permet d'obtenir le stimulus complexe. Le temps passé sur un troisième perchoir, neutre (N), diminue régulièrement au cours de cette expérience.

deuxième période est significative ($t=2.67$, $p<.05$). Au contraire, le fait qu'au cours de ces séances les nombres d'appuis sur les deux perchoirs soient pratiquement égaux (tableau VIII) montre que les oiseaux séjournent plus longtemps sur le perchoir V + A.

Sur le perchoir neutre les temps moyens d'appui ne sont respectivement que de 197 secondes (21.9%) et de 109 secondes (12.1%). Au cours de la seconde période la différence entre les temps moyens d'appui sur les perchoirs V et N devient significative ($t=3.17, p<.05$).

Calculées sur les vingt séances toutes les différences sont significatives: V + A vs V ($t=2.88, p<.01$); V + A vs N ($t=5.25, p<.001$); V vs N ($t=3.20, p<.01$).

Conclusion et Discussion

L'augmentation du temps d'appui sur les deux perchoirs renforcés par l'image de l'oiseau dans le miroir confirme la valeur renforçatrice positive de ce stimulus. En outre, les résultats présentés ci-dessus montrent que les oiseaux sont capables de choisir entre le perchoir renforcé par V + A et le perchoir renforcé par le seul stimulus visuel; ceci se traduit par une augmentation plus marquée du temps passé sur le perchoir V + A. Cette association constitue donc un agent renforçateur plus puissant que le seul stimulus visuel. Ces résultats confirment et complètent ceux présentés au chapitre III. Toutefois, ils semblent en contradiction avec le fait que les Inséparables évitent activement la diffusion répétitive de cris de contact enregistrés et ils montrent que la valeur appétitive de l'association V + A ne résulte pas de la simple addition de deux stimulus appétitifs. Au contraire, la valence du cri de contact semble dépendre de la présence ou de l'absence du stimulus visuel.

Il est intéressant de constater que, de nouveau, les oiseaux séjournent plus longtemps sur le perchoir où sont présentées les stimulations auditives. On peut donc affirmer une nouvelle fois que l'évitement des vocalisations n'est pas dû au seul effet activateur de celles-ci et que c'est bien dans le contexte de présentation du stimulus auditif (présence ou absence de l'agent renforçateur visuel)

qu'il faut rechercher l'origine de l'évitement des vocalisations démontré plus haut.

Les résultats de cette expérience sont également remarquables dans la mesure où plusieurs auteurs ont montré la grande importance, sur le plan fonctionnel, de la variabilité naturelle des signaux vocaux. Cette variabilité peut être exprimée à plusieurs niveaux: au niveau des populations (Mundiger, 1982), entre les membres d'une même population (Falls, 1982), entre les cris d'un même individu (Wunderle, 1979) et même au niveau des notes d'un même cri (Gottlieb, 1982; Gaioni et Evans,1985). Quoiqu'il en soit, dans tous les cas elle intervient sur le niveau de réactivité des oiseaux. D'une manière générale, l'absence de variabilité dans un signal diminue ou même abolit les réponses motrices ou vocales des oiseaux testés. Le fait que dans cette expérience, en dépit du caractère répétitif, monotone du stimulus auditif, les oiseaux orientent leur comportement vers l'association "V + A" montre donc d'une part que la présentation du stimulus visuel "compense" l'absence de variabilité des cris de contact et d'autre part que les deux stimulus interagissent pour en créer un nouveau plus appétitif.

CHAPITRE IV

L'APPRENTISSAGE DE LA SIGNIFICATION D'UN STIMULUS SONORE

Les résultats des expériences précédentes démontrent que la valeur réactogène de certaines vocalisations, en particulier du cri de contact, dépend du contexte dans lequel elles sont présentées. Ceci implique, nous l'avons signalé plus haut, un phénomène d'apprentissage qui permet à l'oiseau d'associer progressivement un stimulus sonore à un agent renforçateur visuel et nous avons interprété l'évitement des vocalisations dans le cadre de la théorie de la frustration. Dans la série expérimentale décrite ci-dessous, nous avons essayé de démontrer la validité de cette hypothèse en placant des oiseaux dans une procédure expérimentale leur permettant d'associer un stimulus sonore inconnu avec l'agent renforçateur visuel. Ensuite, nous avons étudié les conséquences de cet apprentissage sur le comportement de ces oiseaux placés dans des situations analogues à celles réalisées dans les expériences précédentes. Plus précisément, nous avons testé l'hypothèse de la frustration en analysant l'effet de la présentation continue du stimulus sonore aprés la suppression de l'agent renforçateur visuel.

I. ASSOCIATION CONDITIONNEE D'UN SON PUR AVEC L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL: CONSEQUENSES SUR LE COMPORTEMENT

Dans cette première expérience nous avons tenté, avec un nouveau groupe d'Inséparables, de leur faire associer un stimulus auditif artificiel et leur propre image dans un miroir. Par la suite, l'agent renforçateur visuel a été suprimé afin d'étudier les réactions des oiseaux lors de la diffusion du seul stimulus auditif.

Procédure

Quatorze nouveaux oiseaux, "naïfs", ont été utilisés dans un dispositif expérimental identique à celui de l'expérience précédente. Les oiseaux sont donc introduits dans une cage munie de trois perchoirs. L'appui sur ces perchoirs déclenche l'apparition des stimulus. Le stimulus visuel est constitué comme précédemment de l'image de l'oiseau dans un miroir. Le stimulus auditif est cette fois totalement artificiel: il s'agit de la diffusion d'un son pur (1000 Hz, durée: 200 ms) présenté de manière répétitive toutes les trois secondes à une intensité comprise entre 60 et 80 dB (A). L'expérience se déroule en deux étapes.

Première Phase

Dans un premier temps, les oiseaux ont été placés dans une situation réalisant une association "obligatoire" entre le stimulus auditif et l'agent renforçateur visuel. C'est ainsi que pour obtenir l'agent renforçateur visuel grâce à l'appui sur un perchoir l'oiseau doit d'abord appuyer sur un autre perchoir qui lui permet d'entendre le stimulus auditif. Le sujet obtient donc le renforcement si et seulement si la séquence "appui sur S - appui sur V" est réalisée. La durée de présentation du stimulus visuel est limitée à 18 secondes, au terme desquelles l'oiseau doit quitter le perchoir et refaire la séquence complète pour obtenir de nouveau le renforcement. A l'inverse du stimulus visuel le stimulus auditif est présenté sans condition de durée, tant que dure l'appui sur le perchoir S.

Aprés avoir déterminé le niveau spontané d'appui sur chacun des trois perchoirs, nous avons associé les stimulus aux perchoirs en tenant compte, dans un ordre décroissant des préférences manifestées par chacun des oiseaux soit: le perchoir "préféré" devient le perchoir neutre (N) et ne déclenche l'apparition d'aucun stimulus durant les séances expérimentales; le second perchoir dans l'ordre des préférences devient le perchoir qui délivre la stimulation auditive (S); enfin le dernier perchoir permet d'obtenir l'agent renforçateur visuel (V). Pour quatre des sujets le perchoir neutre s'est ainsi trouvé placé entre les deux autres. Il est vraisemblable que, pour ces oiseaux, la probabilité de réaliser la séquence correcte était plus faible. Au cours de cette première phase de l'expérience, les oiseaux

sont placés dans la cage expérimentale pendant 15 minutes (900 s), deux fois par jour durant dix jours consécutifs.

Deuxième Phase

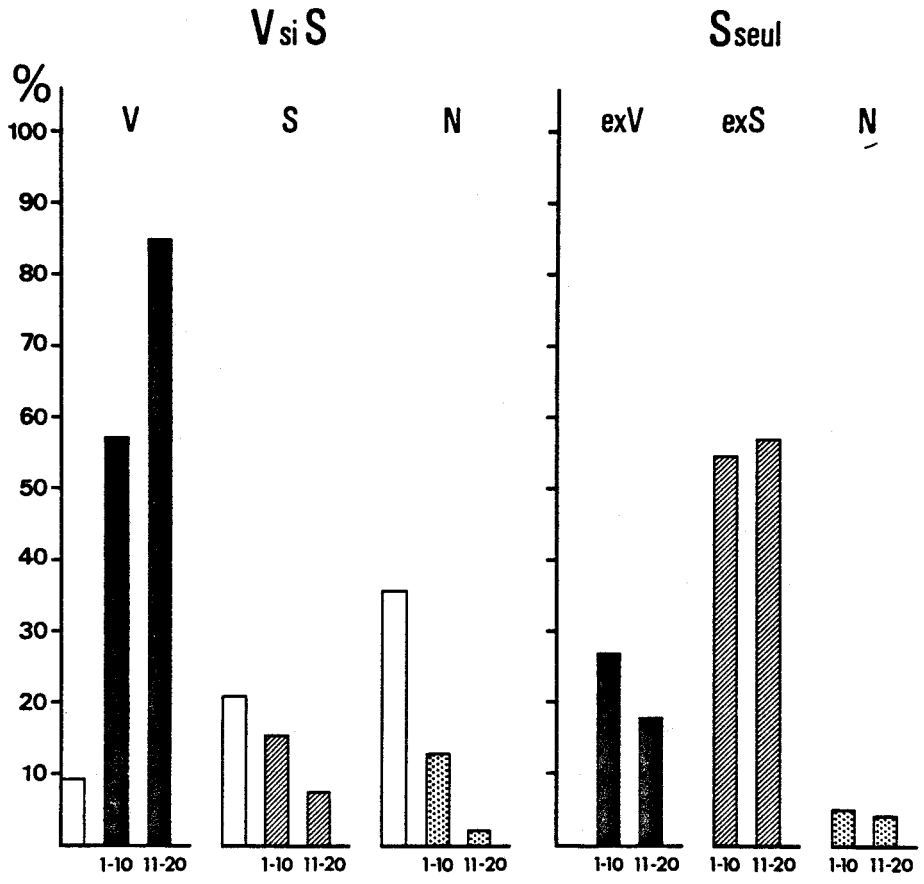
Au cours de cette deuxième phase destinée à tester la réalité de l'association réalisée précédemment et à évaluer ses conséquenses sur le comportement de l'oiseau, l'agent renforçateur n'est plus présenté tandis que le stimulus auditif est diffusé continuellement. Les oiseaux peuvent l'arrêter en appuyant sur le perchoir qui était préalablement associé au stimulus auditif (ex-S).

Le nombre total d'appuis ainsi que le temps moyen passé sur chacun des perchoirs sont enregistrés et comparés : a) à l'intérieur de chacune des phases de l'expérience et b) pour chacun des perchoirs, entre les deux phases.

BU LILLE

Résultats

Au cours de la première phase de l'expérience, le temps moyen passé sur le perchoir V par les 14 oiseaux traités ensemble est significativement supérieur à celui passé sur le perchoir S ($t=5.62$, $p<.01$). Toutefois le nombre d'association S - V est bien évidemment fonction du niveau d'activité des sujets. Nous avons donc choisi de traiter séparément les oiseaux "actifs" et les oiseaux "non actifs" (voir le tableau IX). Il est ainsi apparu qu'en fait seuls neuf oiseaux avaient réellement appris la séquence "V si S". Pour ces oiseaux (figure 15), le temps moyen d'appui sur le perchoir V augmente significativement entre les dix premières séances et les dix dernières ($t=4.51$, $p<.01$). Durant ces dix dernières séances les oiseaux y stationnent en moyenne 763 secondes soit 84,8% de la durée totale de la séance. Inversement les oiseaux restent peu de temps sur le perchoir S et présentent en outre une tendance à y séjourner de moins en moins longtemps. Cette tendance n'est toutefois pas significative ($t=2.11$; NS). Calculé sur les vingt séances le temps moyen d'appui sur le perchoir V est significativement différent à la fois du temps moyen passé sur le perchoir N ($t=4.24$, $p<.01$) et du temps passé sur le perchoir S ($t=12.06$, $p<.001$). En dépit du faible temps passé sur S les résultats concernant le nombre d'appuis montre que la séquence "V si S" a effectivement été apprise. On constate en effet que les oiseaux



BU LILLE

-Figure 15-

L'évitement d'un son pur: durée moyenne d'appui exprimée en pourcentage de la durée totale d'une séance.

Au cours d'une première phase l'oiseau doit apprendre à effectuer deux appuis successifs sur deux perchoirs renforcés, pour le premier par l'audition d'un son pur et pour le second par la vision de l'image dans un miroir (séquence V si S). Après les vingt séances de cet apprentissage, le stimulus auditif est diffusé en permanence alors que le stimulus visuel n'apparait plus. L'oiseau peut arrêter la diffusion du son pur en appuyant sur le perchoir qui permettait précédemment son audition (exS). Le temps d'appui sur ce perchoir augmente significativement pour les oiseaux qui ont appris la séquence "V si S".

se perchent très souvent sur les deux perchoirs V et S et presque aussi fréquemment sur l'un que sur l'autre (tableau IX). Au contraire le perchoir N est très peu fréquenté.

Les cinq autres oiseaux (non actifs) n'apprennent pas la séquence et le temps moyen d'appui sur le perchoir V reste faible (282.4 s). Pour trois de ces oiseaux ceci est peut être à mettre en relation avec la position des perchoirs (N entre S et V) qui rend la séquence plus difficile à maîtriser et à apprendre. Les deux derniers sujets sont restés totalement inactifs durant toute cette première phase et n'ont donc jamais obtenu le renforcement. Pour ces cinq oiseaux les temps moyens d'appui sur les trois perchoirs ne sont pas significativement différents (V vs S: t=1.25; NS; V vs N: t=0.75; NS; S vs N: t=1.41; NS). Le nombre d'appui reste très faible sur les deux perchoirs S et V et inférieur à celui réalisé sur N.

Tous les oiseaux, quelle qu'ait été leur activité au cours de la première phase de l'expérience, ont été soumis à la deuxième condition expérimentale. Toutefois les résultats des deux groupes d'oiseaux ont cette fois encore été traités séparément. En ce qui concerne les neuf oiseaux qui ont appris la séquence "V si S" et que nous appellerons "oiseaux conditionnés", le temps moyen d'appui sur le perchoir ex-S est multiplié par un facteur 5 quand on le compare à la situation précédente (Figure 15). Cette augmentation est très significative ($t=4.99$, $p<.01$). L'étude du nombre d'appuis (tableau IX) sur ce même perchoir montre que parallèlement celui-ci diminue, révélant ainsi une augmentation de la durée de chaque appui.

Comme on pouvait s'y attendre après la suppression d'un stimulus appétitif, le temps moyen ainsi que le nombre des appuis diminuent sur le perchoir V. La comparaison des temps d'appui sur ce perchoir au cours des deux phases de l'expérience révèle une différence significative (V - ex-V: $t=7.97$, $p<.01$). En outre cette diminution se fait progressivement comme le montre la comparaison entre les dix premières séances de la deuxième phase et les dix dernières ($t=2.81$, $p<.05$). Aucune évolution significative n'est constatée sur le perchoir N au cours de cette deuxième phase.

Les cinq oiseaux "non-conditionnés" ne manifestent aucun

comportement orienté vers l'un ou l'autre perchoir et les temps d'appui ne diffèrent pas significativement (ex-V - ex-S: t=0.71; NS; ex-S - N: t=1.91; NS; ex-V - N: t=0.52; NS). La comparaison des résultats obtenus dans chacune des deux phases ne montre aucun changement significatif sur aucun des perchoirs.

Conclusion

Cette expérience montre que des oiseaux qui ont préalablement été placés dans une procédure expérimentale leur permettant d'associer un stimulus sonore totalement artificiel avec un agent renforçateur visuel arrêtent ce stimulus lorsqu'il est présenté seul. A l'inverse, les oiseaux "non conditionnés", qui n'ont donc pas réalisé cette association semblent rester totalement indifférents à la diffusion du stimulus sonore. Ceci montre que seuls les oiseaux "conditionnés" évitent le stimulus sonore. Ce résultat tend donc à confirmer l'hypothèse, émise précédemment, selon laquelle la signification d'un signal auditif pourrait être acquise progressivement grâce notamment à l'association répétitive de ce stimulus avec un agent renforçateur visuel.

II. EFFET DE L'ASSOCIATION D'UN SON PUR AVEC L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL SUR LE CHOIX ENTRE DEUX STIMULUS APPETITIFS

La première expérience a montré qu'il est possible de réaliser une association entre un stimulus sonore et l'image de l'oiseau dans un miroir et que ceci a pour effet de modifier le comportement des sujets lors de la diffusion du seul stimulus sonore. Cette deuxième expérience a donc été réalisée pour tester si cette association peut effectivement conférer une nouvelle valeur, de nouvelles propriétés au stimulus sonore. En particulier, nous avons voulu voir si le stimulus sonore peut, après association avec le stimulus visuel, interagir avec celui-ci à la manière des signaux naturels. Dans ce but, nous avons placé des Inséparables dans une situation expérimentale telle que, dans une première phase ils associent activement S et V puis, dans une deuxième phase, dans une situation leur permettant d'effectuer un

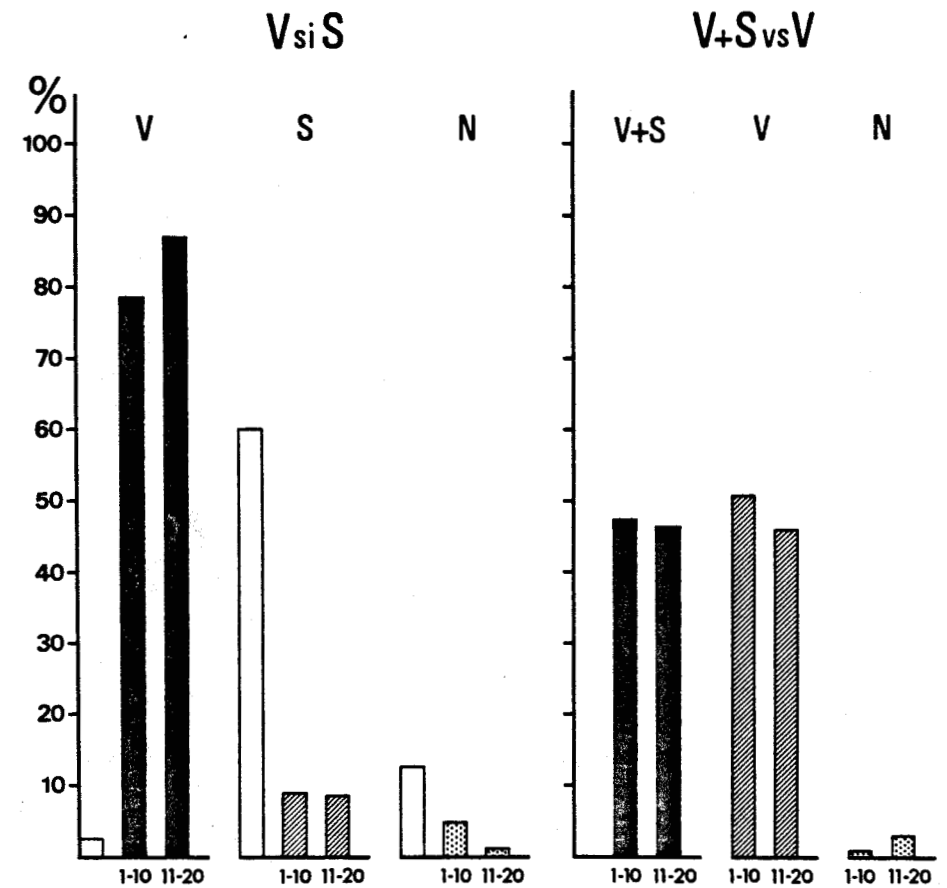
choix entre, d'une part, un perchoir renforcé par la présentation simultanée de S et de V (V + S) et, d'autre part, un perchoir renforcé uniquement par l'apparition de l'image de l'oiseau dans le miroir (V).

Procédure

Huit oiseaux ont été utilisés dans cette expérience et ont été soumis aux deux phases décrites précédemment. Ces oiseaux ont été pris au hasard dans le groupe utilisé dans l'expérience 1, en particulier il n'a été tenu aucun compte de leur activité. L'appareillage ainsi que la procédure mis en oeuvre au cours de la première phase sont identiques à ceux utilisés lors de l'expérience 1 (apprentissage de la séquence V si S). Le niveau spontané d'appui a été déterminé au cours de deux séances durant lesquelles aucun stimulus n'a été délivré. Afin d'éviter les difficultés rencontrées lors de la première expérience et liées à la position des perchoirs (N entre V et S) nous avons décidé de n'utiliser les "préférences" des oiseaux que pour déterminer la position du perchoir V. Le perchoir S a alors été systématiquement placé à côté de celui-ci. La figure 16 illustre ceci. Aprés les vingt séances de conditionnement les huit sujets ont été placés dans la situation de test au cours de laquelle l'appui sur le perchoir ex-S était renforcé par la présentation simultanée de V et de S et l'appui sur le perchoir ex-V par le seul stimulus V. Ces deux stimulus sont soit arrêtés dès que l'oiseau quitte le perchoir soit présentés durant un maximum de dix secondes au terme desquelles le sujet doit faire un nouvel appui pour être renforcé de nouveau.

Résultats

Au cours de la première phase, tous les oiseaux orientent leur comportement vers le perchoir V (Figure 16). Le réapprentissage de la séquence est très rapide puisque dès les dix premières séances le temps moyen d'appui sur le perchoir V est de 702.2 secondes soit 78% de la durée totale d'une séance. En outre, le temps moyen d'appui sur le perchoir S se situe à un niveau proche de celui observé au cours de l'expérience précédente (7.2%) et reste remarquablement stable entre les dix premières séances (8.7%) et les dix dernières (8.4%). Les oiseaux ont tendance à passer de moins en moins de temps sur le



BU LILLE

-Figure 16-

Durée moyenne d'appui sur chaque perchoir en pourcentage de la durée totale d'une séance.

Aprés avoir appris la séquence "V si S", les oiseaux sont placés dans une situation de choix entre l'image dans le miroir (V) et un stimulus composé de l'audition du son pur présentée simultanément avec cette image (V + S). Dans cette situation les oiseaux n'effectuent aucun choix systématique et passent prés de 50% de la durée totale de la séance sur chacun des deux perchoirs.

perchoir N: 5% pour les séances 1 à 10 et 1% pour les séances 11 à 20. Les nombres d'appuis sur les deux perchoirs sont également voisins de ceux enregistrés au cours du premier apprentissage (tableau X).

Pendant la deuxième phase et dès les dix premières séances, les huit oiseaux tendent à passer autant de temps sur les deux perchoirs qui permettent d'obtenir l'agent renforçateur visuel. En outre, ce temps est proche de la moitié de la durée totale d'une séance expérimentale (figure 16). En contrepartie évidemment, le temps passé sur le perchoir neutre est extrêmement faible (1.72%).

En dépit d'un nombre d'appuis plus élevé sur le perchoir V + S (tableau X) la différence V + S vs V n'est pas significative (t=0.95; NS). Le perchoir N est peu fréquenté.

Conclusion et Discussion

Ces deux séries expérimentales ont permis de montrer que:

1) des Inséparables sont capables d'apprendre à effectuer dans l'ordre deux réponses instrumentales leur permettant d'obtenir l'agent renforçateur visuel.

2) la maîtrise de cet apprentissage montre qu'ils peuvent associer de manière active un stimulus auditif artificiel au stimulus visuel.

3) cette association a pour conséquence l'évitement du stimulus sonore lorsque celui-ci est présenté seul. Les oiseaux qui n'ont pas appris la séquence V si S n'évitent pas le stimulus auditif.

4) pourtant cette association ne confère pas au stimulus sonore des propriétés suffisantes pour permettre aux oiseaux d'effectuer un choix entre un perchoir renforcé par l'apparition de l'image de l'oiseau dans un miroir et un perchoir renforcé par ce même stimulus présenté simultanément avec le stimulus sonore.

Ces résultats nous amènent à faire plusieurs remarques. En premier lieu, les effets de l'audition d'un stimulus sonore artificiel sur le comportement des inséparables peuvent être fortement modifiés par une procédure expérimentale qui les oblige à associer, de manière

répétitive, ce stimulus avec un agent renforçateur visuel (dans le cas présent l'image de l'oiseau dans un miroir, stimulus que nous avons assimilé à la vision d'un partenaire). Deuxièmement, le comportement d'évitement manifesté par les inséparables au cours de la première expérience rappelle celui que nous avons noté dans une situation analogue décrite au chapitre III et dans laquelle le stimulus qui s'est avéré aversif était constitué de cris de contact enregistrés. On peut faire l'hypothèse que la procédure expérimentale utilisée a créé un lien entre les deux stimulus tel que l'oiseau attend l'apparition de son partenaire (ou de sa propre image) après l'audition du son pur et que cette attente n'est pas récompensée. Comme lors de l'évitement des cris de contact, ceci pourrait s'expliquer par l'intervention d'un mécanisme de frustration.

Au contraire, quelle que soit l'importance des modifications induites par l'association entre V et S, celles-ci ne sont cependant pas suffisantes pour permettre aux sujets de la deuxième expérience d'effectuer une discrimination entre V + S et V, comme cela avait été le cas avec deux autres groupes d'oiseaux confrontés à une situation de choix entre le stimulus visuel seul et le stimulus visuel présenté simultanément avec les vocalisations de congénères (contact par interphone ou cris de contacts, voir les chapitres III et IV). On peut avancer plusieurs hypothèses pour expliquer cette absence de choix. Premièrement, le nombre d'associations réalisées entre S et V dans les conditions expérimentales que nous avons imposées aux oiseaux reste relativement faible. Ce nombre, certainement très inférieur à celui réalisé dans les conditions naturelles avec le cri de contact, pourrait être insuffisant pour permettre aux sujets d'effectuer une discrimination entre deux perchoirs assurant, tous les deux, l'accès à un agent renforçateur très efficace. En outre, dans les conditions naturelles, l'association entre un stimulus sonore et un agent renforçateur n'est probablement pas aussi simple que dans les conditions expérimentales réalisées ici. Il est probable en effet que d'autres agents renforçateurs appartenant à des modalités sensorielles différentes (chaleur, contact, échange alimentaire, etc.) jouent également un rôle dans le développement ontogenétique de l'interprétation du cri de contact. Une troisième interprétation de ce

résultat est liée à la stucture physique des stimulus auditifs utilisés. En effet, la redondance des signaux naturels est bien connue. On sait par exemple que la durée moyenne du cri de contact est de l'ordre de 200 millisecondes; or quelques éléments de ce cri (quelques dizaines de millisecondes) suffisent à eux seuls à assurer l'identification de l'espèce et de l'individu (Wheeler, 1983). A l'inverse, le son pur employé ici, outre sa structure extrêmement simplifiée, possède à l'évidence un contenu informatif réduit et peut donc être insuffisant pour induire un comportement nettement orienté. Enfin, comme nous l'avons déjà signalé plus haut (chapitre précédent), l'absence de variabilité dans le stimulus lui-même ainsi que dans ses conditions de présentation contribuent à diminuer son efficacité sur le plan de la communication. Or, et c'est l'intérêt de la contradiction signalée plus haut, les résultats de la première expérience montrent que l'association répétitive avec "V" confère au stimulus auditif une valeur de signal. La procédure que nous avons utilisée permet donc de différencier deux niveaux dans le caractère attractif d'un cri. Le premier niveau est lié aux caractéristiques physiques du cri: on sait en effet que certaines vocalisations, présentent très précocément un caractère attractif. Ceci est connu en particulier chez les nidifuges (Lorenz, 1937). En outre ce caractère attractif est généralement orienté vers le partenaire "normal" (c'est-à-dire de la même espèce). Cette capacité d'identifier, par exemple, le cri maternel correct repose sur l'analyse des caractéristiques physiques du cri et, pour certaines de ces caractéristiques, l'identification semble guidée par des facteurs purement internes (Gottlieb, 1979) alors que pour d'autres elle dépend de facteurs environnementaux et en particulier de la possibilité d'entendre précocément (à un stade embryonnaire tardif ou au cours de la période postnatale précoce) le cri maternel ou son homologue juvénile (Gottlieb, 1975c, 1978, Guyomarc'h, 1974c). Le deuxième niveau est justement dans le phénomène que nous venons de mettre en évidence et qui révèle qu'un processus d'apprentissage permet de créer un lien signifiant entre un stimulus dépourvu des caractéristiques naturelles et un agent renforçateur spécifique. Il est probable qu'un processus du même type, venant s'ajouter aux mécanismes d'analyse de

la structure physique des cris, contribue à maintenir la valeur attractive de certains signaux naturels et soit en outre à l'origine de l'affinement des réponses nécessaire à l'expression de la reconnaissance individuelle. Ceci sera discuté plus en détail dans la conclusion générale de ce travail.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

Les résultats du premier chapitre mettent en évidence à la fois la valeur attractive générale du cri de contact et son intervention dans les mécanismes de reconnaissance individuelle. Cette valeur attractive avait déjà été évoquée par Wheeler (1983) qui s'était surtout intéressée aux paramètres physiques intervenant dans cette reconnaissance. Nos expériences ont permis de préciser ceci en montrant que la réponse motrice d'approche existe toujours lors de l'audition de ce cri mais qu'elle est graduée en fonction de l'identité de l'émetteur. En fait, les expériences des chapitres II et III montrent que la signification du cri de contact dépend du contexte dans lequel il est émis. Plus spécifiquement, il dépend de l'interaction avec la vision du partenaire, vision qui constitue un agent renforçateur puissant. La mise en évidence d'un évitement marqué de la diffusion des cris de contact non accompagnée ou suivie de l'apparition du partenaire (ici de son image) nous incite à penser que ce cri a une valeur de signal annoncant l'agent renforçateur visuel. Ceci implique qu'un processus de conditionnement participe de manière importante aux mécanismes d'acquisition de la signification du cri de contact. Cette hypothèse est confirmée par la première expérience du chapitre IV qui montre la possibilité et la réalité d'un tel processus. En effet, des oiseaux ayant appris une séquence comportementale les obligeant à associer un stimulus auditif à un agent renforçateur visuel évitent par la suite ce stimulus auditif lorsqu'il est présenté seul. L'analogie de ce comportement avec celui observé en réponse à la diffusion des vocalisations naturelles conforte l'hypothèse de l'intervention d'un mécanisme de frustration pour expliquer l'évitement observé. Dans ces conditions, on peut penser que la valeur du cri de contact est, au moins partiellement, acquise grâce à un processus qui permet d'associer progressivement les cris à un agent renforçateur visuel, en fait aux caractéristiques visuelles d'un partenaire. Ces caractéristiques pouvant varier d'un

individu à l'autre, on peut facilement imaginer que ce processus est un élément constitutif important des mécanismes qui permettent la reconnaissance acoustique individuelle et la modulation des réponses telle que nous l'avons mise en évidence au chapitre I.

Toutefois, les résultats enregistrés au niveau de la deuxième expérience du chapitre IV attirent l'attention sur le caractère exagérément artificiel du stimulus utilisé. En effet, l'absence de choix entre le stimulus complexe constitué par la présentation simultanée du stimulus auditif artificiel et l'agent renforçateur visuel et le seul stimulus visuel, et cela en dépit d'un nombre élevé de séquences "V si S", contraste avec ce qui se passe dans le cas où les vocalisations naturelles remplacent le son pur. Il apparaît donc que les paramètres "naturels" tels que modulation de fréquence, durée, etc. jouent un rôle important et que les mécanismes impliqués dans le développement de la valeur des vocalisations ne sauraient être réduits à un simple conditionnement. En fait, ces résultats se situent à la frontière entre les deux niveaux décrits dans l'introduction, à savoir: 1) un signal auditif possède une valeur générale, ici attractive et 2) le même signal peut véhiculer une information individuelle permettant l'identification d'un partenaire particulier. Ceci nous amène à envisager la possibilité de l'intervention de deux processus différents dans l'ontogenèse de la signification d'un cri:

1) un processus, que nous n'avons pas mis directement en évidence ici, et qui confère au stimulus auditif une valeur globale, par exemple ici une valeur attractive. La dernière expérience de cette série montre en effet que le conditionnement n'explique pas totalement, à lui seul, les comportements observés lors de la diffusion des stimulus auditifs et il semble que les caractéristiques naturelles jouent un rôle important. Il est probable que les comportements locomoteurs déclenchés par ces stimulus auditifs dépendent à la fois, pour une part, d'éléments programmés génétiquement et, pour une autre part, de mécanismes semblables à ceux que Gottlieb a mis en évidence chez le caneton pour la reconnaissance spécifique. Ceci n'exclut cependant pas totalement l'intervention d'un autre mécanisme, contemporain ou différé, qui viendrait se greffer sur le premier

soit pour contribuer à l'ontogenèse de la valeur globale du stimulus auditif, soit plus simplement pour maintenir cette valeur. Ce dernier mécanisme suggère l'intervention d'un conditionnement, précoce, qui associerait un stimulus donné avec un renforcement. Ceci sera plus particulièrement étudié dans la deuxième partie de ce travail.

2) un processus de conditionnement, opérant, qui permet à l'oiseau de faire évoluer sa réponse en fonction du contexte pour l'adapter par exemple à l'identité de l'émetteur.

Comme nous l'avons déjà noté plus haut, l'évitement marqué des vocalisations met l'accent sur leur valeur de signal. Leur signification semble donc résulter d'un apprentissage. La constatation que l'audition d'un son pur peut induire des comportements comparables à ceux provoqués par le cri de contact dans les conditions naturelles montre que, chez l'Inséparable, les facteurs génétiques autorisent une variation importante dans les caractéristiques physiques des éléments qui véhiculent l'information. Le fait qu'il s'agisse d'un psittacidé, c'est-à-dire une espèce "évoluée", possédant un encéphale et notamment un télencéphale très développé n'est peut être pas étranger à ceci. Nous reviendrons sur cet aspect dans la conclusion générale de ce travail.

ETUDE CHEZ LE JEUNE OISEAU

Les mécanismes que les données expérimentales recueillies chez l'adulte révèlent concernent plus particulièrement la reconnaissance individuelle des partenaires ou, d'une manière plus générale, la différenciation des réponses en fonction du contexte. Ces phénomènes semblent dépendre en très grande partie d'un processus de conditionnement. Toutefois, ils se surajoutent à une réponse d'approche plus générale et préexistante et ne correspondent en fait qu'à un "affinement" de cette réponse. Il nous a donc semblé ici intéressant d'aborder l'autre aspect, déjà évoqué plus haut, de l'ontogenèse de la valeur générale du cri. On peut en effet se demander si cette qualité attractive, plus générale, résulte elle aussi d'un processus de conditionnement ou si elle ne dépend que de facteurs génétiques ou maturationnels, même si on sait que ces derniers peuvent être fortement influencés par l'environnement.

Le phénomène d'apprentissage, que nous avons mis en évidence chez l'Inséparable, et qui détermine pour une part la signification des vocalisations risque de masquer les autres processus, générateurs de la réponse d'approche. En outre, ceux-ci doivent être fonctionnels très précocément pour assurer la survie des individus. L'étude de leur mise en place risque donc d'être difficile, sinon impossible chez l'oiseau adulte. Nous avons donc jugé utile d'entreprendre une nouvelle série d'expériences en utilisant cette fois de jeunes oiseaux. Pour ce faire nous avons été amené à changer d'espèce car la poursuite d'expériences avec l'Agapornis posait deux problèmes. Le premier de ces problèmes est lié aux difficultés de l'approvisionnement. En effet le taux de reproduction des Inséparables est peu élevé et, de toutes façons, les conditions peu favorables dont nous disposons localement ne nous ont jamais permis d'obtenir d'éclosion. Or, pour entreprendre une étude centrée sur les stades précoces de la vie de l'oiseau, il était impératif de disposer de nombreux jeunes et ce, de manière régulière dans le temps afin de pouvoir répartir de façon efficace les différentes expériences. Le deuxième problème posé par l'utilisation des Inséparables est lié aux

capacités locomotrices de ces oiseaux. En effet, dans le type de situation expérimentale que nous utilisons, il était hautement souhaitable de disposer d'un oiseau présentant des réponses locomotrices facilement quantifiables dès le plus jeune âge. De ce point de vue les oiseaux nidicoles sont peu favorables et c'est ce point qui a constitué la raison la plus importante de ce changement d'espèce.

Nous avons donc préféré utiliser un oiseau nidifuge qui répond à l'ensemble des critères ci-après:

- réponses locomotrices précoces et facilement quantifiables
- manifestation marquée d'un attachement social dans lequel les stimulus émis par les congénères jouent un rôle important
- grande facilité et régularité de l'approvisionnement.

Parmi les oiseaux nidifuges qui répondent à ces différents critères le poussin de poule domestique (Gallus domesticus) nous est apparu être celui qui offrait les meilleures garanties quant à la régularité de l'approvisionnement. C'est donc vers cette espèce que nous avons orienté notre choix. Le poussin présente, en outre, une autre caractéristique qui nous permettra d'aborder plus efficacement l'étude du deuxième niveau que nous avons évoqué plus haut. La structure physique des vocalisations des gallinacés est en effet largement déterminée par le génome, contrairement aux chants de nombreuses espèces de passereaux et aux duos de certains psittacidés dont l'émission correcte résulte au contraire, pour une large part, d'un processus d'apprentissage. On peut donc se demander si cette rigidité plus grande des sorties vocales s'accompagne d'une plus grande rigidité également chez l'animal récepteur. Si tel est le cas, ceci devrait avoir des conséquences sur les capacités d'apprentissage de ces oiseaux. Les expériences de cette deuxième partie auront donc pour objet de tenter de préciser le comportement des poussins lors de la présentation de stimulus auditifs et visuels, dans des conditions analogues à celles utilisées précédemment.

Les données bibliographiques concernant l'attachement social chez les nidifuges et en particulier chez le poussin sont nombreuses mais concernent surtout le rôle des facteurs visuels (voir entre autres

les revues de Bateson, 1973; Hess, 1973; Vidal, 1976 et les travaux de Eiserer, 1980; Eiserer et Swope, 1980; Kovach, 1983a et b, 1986; etc.). Ainsi que cela a déjà été signalé, le rôle des stimulus auditifs a longtemps été négligé et ce n'est pratiquement qu'à la suite de travaux comme ceux de Gottlieb (à partir de 1965), de Guyomarc'h (à partir de 1962), et de Vidal (1976) que les auteurs ont commencé à s'y intéresser. C'est surtout le comportement que les jeunes manifestent en réponse aux cris maternels qui a été étudié. D'une manière générale ces études montrent une forte influence du génome et des stimulations prénatales (voir l'introduction).

L'ontogenèse de cette réponse aux cris maternels a été étudiée par le biais de stimulations prénatales réalisées avec les cris juvéniles. Or, si la structure physique des vocalisations juvéniles a parfois été analysée (Guyomarc'h, 1962, 1965, 1966), on sait peu de chose quant à leur intervention dans les interactions entre jeunes. Parmi ces vocalisations juvéniles le cri de confort (cri d'équilibre psychophysiologique: Guyomarc'h, 1972) présente un intérêt particulier. En effet sa structure physique, en particulier sa modulation de fréquence, en fait l'équivalent juvénile du cri maternel (Guyomarc'h, 1971). Sa fréquence et le fait qu'il soit répandu chez plusieurs espèces de nidifuges le font considérer par Guyomarc'h (1974c) comme l'homologue d'un cri de contact. En outre, son audition durant la phase tardive de l'embryogenèse semble être un élément déterminant dans l'orientation du poussin nouvellement éclos vers le cri maternel (Guyomarc'h, 1973). Nous avons donc choisi d'étudier le comportement émis par des poussins en réponse à l'audition de ce cri. Toutefois, pour éviter les problèmes liés au caractère répétitif et très artificiel de la présentation d'un cri enregistré, pour atténuer également les inévitables fluctuations dans l'activité vocale des poussins, nous avons fait le choix de ne présenter ni les réponses vocales d'un seul poussin, isolé dans une autre cage insonorisée comme c'était le cas avec les Inséparables, ni un enregistrement trop répétitif. Nous avons donc choisi une solution intermédiaire et nous avons réalisé un enregistrement, relativement long (90 secondes), sur une bande magnétique montée en boucle fermée, du gazouillis d'un groupe de poussins au repos.

CHAPITRE I

APPRENTISSAGE D'UNE REPONSE OPERANTE IMPLIQUANT UN ELOIGNEMENT DE LA SOURCE STIMULANTE

Nous avons vu que chez l'Inséparable la réponse d'approche déclenchée par l'audition du cri de contact résulte, au moins en partie, d'un processus de conditionnement. Nous avons également signalé la part importante prise par les facteurs génétiques dans l'ontogenèse de la structure physique des vocalisations des gallinacés et nous avons suggéré que cette influence du génome pouvait se retrouver aussi au niveau de l'animal récepteur. Le problème que nous nous proposons d'étudier ici, chez le poussin, est précisément celui de la réponse d'approche déclenchée par les stimulus auditifs ou visuels émanant d'un congénère et de sa plus ou moins grande rigidité dans un environnement changeant.

Pour Lorenz (1935) la réponse d'approche provoquée par de nombreux stimulus visuels et en particulier par ceux émis par la mère, objet normal de l'attachement social, dépend d'un type particulier d'apprentissage: l'empreinte. Selon cet auteur, les caractéristiques visuelles de l'objet maternel normal ne seraient pas connues du poussin nouveau-né. Au contraire, l'audition des vocalisations maternelles provoquerait, de manière inconditionnelle, génétiquement programmée, une réponse d'approche vers la source sonore ce qui aurait pour effet de focaliser l'attention du jeune nidifuge, fraichement éclos, vers l'objet correct d'empreinte. Dans ce cadre, la signification des signaux vocaux ne dépendrait que de facteurs internes, d'un processus de maturation nerveuse aboutissant au déclenchement de réponses rigidement programmées. Nous avons vu dans l'introduction les limites de cette interprétation.

Pour expliquer cette tendance à approcher un objet mobile, spontanément manifestée par de nombreux nidifuges, Skinner (1974) a au contraire proposé que les jeunes nidifuges (en fait les canetons)

héritent de la capacité à être renforcés par le maintien ou la réduction de la distance entre eux-mêmes et l'objet d'empreinte. Selon cette conception, la réponse qui permet d'atteindre ce résultat devrait montrer plus de souplesse face aux changements de l'environnement. Pour vérifier la validité de cette hypothèse, Skinner a suggéré de modifier l'environnement du caneton, en fait d'inverser les conséquences de son comportement, en créant un dispositif expérimental tel que les mouvements d'approche vers l'objet d'empreinte provoquent l'éloignement de celui-ci et qu'inversement les mouvements d'éloignement provoquent un rapprochement de cet objet.

On sait que la présentation de ces stimulus attractifs que sont les stimulus d'empreinte peut faire augmenter la fréquence d'une réponse précise dans une situation de conditionnement opérant. Ceci a été mis en évidence chez le poussin par plusieurs auteurs. C'est ainsi qu'en 1966 Hoffman, Schiff, Adam et Searle montraient que des poussins peuvent apprendre à émettre un cri de détresse pour faire apparaître le stimulus visuel. De la même façon des poussins peuvent apprendre à choisir une allée dans un labyrinthe (Campbell et Pickleman, 1961), à picorer sur une plage lumineuse (Hoffman, Searle, Toffey et Kozma, 1966; Hoffman, Stratton, Newby et Barrett, 1970) ou à passer sur une zone déterminée, connectée à un micro-contact (Bateson et Reese, 1968, 1969; Simner, 1975). Peterson (1960) a également montré que deux espèces de canard (Anas rubripes tristis et A. platyrhynchos) peuvent apprendre à picorer sur une plage lumineuse pour obtenir un contact visuel avec l'objet d'empreinte. Cet objet constitue donc un agent renforçateur dans une procédure de conditionnement opérant. Cette constatation a conduit Hinde (1974) à faire l'hypothèse que le conditionnement opérant joue un rôle important dans l'ontogenèse de la réponse d'approche.

Il n'y a eu, à notre connaissance, que deux tentatives pour tester l'hypothèse de Skinner en tentant de faire effectuer une réponse locomotrice d'éloignement. Ces deux expériences réalisées chez le poussin se sont soldées par un échec (Bateson et Wainwright, 1972; Heim et Bjerke, 1983). Nous avons repris ces expériences et nous avons testé la capacité de poussins à effectuer une réponse d'éloignement pour établir un contact visuel ou auditif avec le partenaire social.

Si effectivement l'obtention ou le maintien de ce contact constitue un agent renforçateur pour de jeunes nidifuges, ceux-ci devraient être capables d'effectuer cette réponse.

EXPERIENCE 1: ELOIGNEMENT ET PRESENTATION DES STIMULUS VISUELS EMANANT D'UN CONGENERE

Dans une première série expérimentale nous avons tenté de mettre en évidence, dans une procédure de conditionnement opérant, la capacité de poussins à s'éloigner des stimulus visuels émis par un partenaire. Dans le cas du poussin élevé en incubateur, la mère, objet normal d'empreinte, n'est pas présente et le partenaire social ne peut être qu'un autre poussin. En fait, ainsi que nous l'avons signalé dans le chapitre "APPAREILLAGE ET TECHNIQUES", le congénère est remplacé par la propre image de l'oiseau dans une glace sans tain. Comme précédemment, chez les Inséparables, nous postulons que cette image est assimilée par le poussin à la vue d'un congénère.

La mise au point d'une procédure expérimentale susceptible de mettre en évidence l'évolution de cette réponse a nécessité de nombreuses pré-expériences. En effet, le choix de faire effectuer au poussin une réponse motrice contraire à sa "tendance naturelle" (à savoir passer sur une zone éloignée d'un stimulus attractif) nous a amené à rechercher le "modelage" le plus efficace. Pour étudier le stimulus visuel nous avons ainsi testé plusieurs procédures dans lesquelles la zone active, placée dans un premier temps à proximité du miroir, était progressivement éloignée de celui-ci. Aucune d'entre elles ne s'est révélée efficace. En revanche, la multiplication du nombre des séances, liée à la nécessaire lenteur du déplacement de la zone active, semble avoir perturbé les sujets et a parfois provoqué des tentatives de fuite. Il s'est donc avéré nécessaire d'utiliser une procédure évitant ce type de problème: celle-ci sera décrite plus bas. En outre, nous avons souvent vu apparaître des comportements "superstitieux", par exemple des déplacements en cercle. Ceux-ci se sont surtout manifestés lors de la présentation des stimulus auditifs (les stimulus visuels, par la "focalisation" du comportement qu'ils

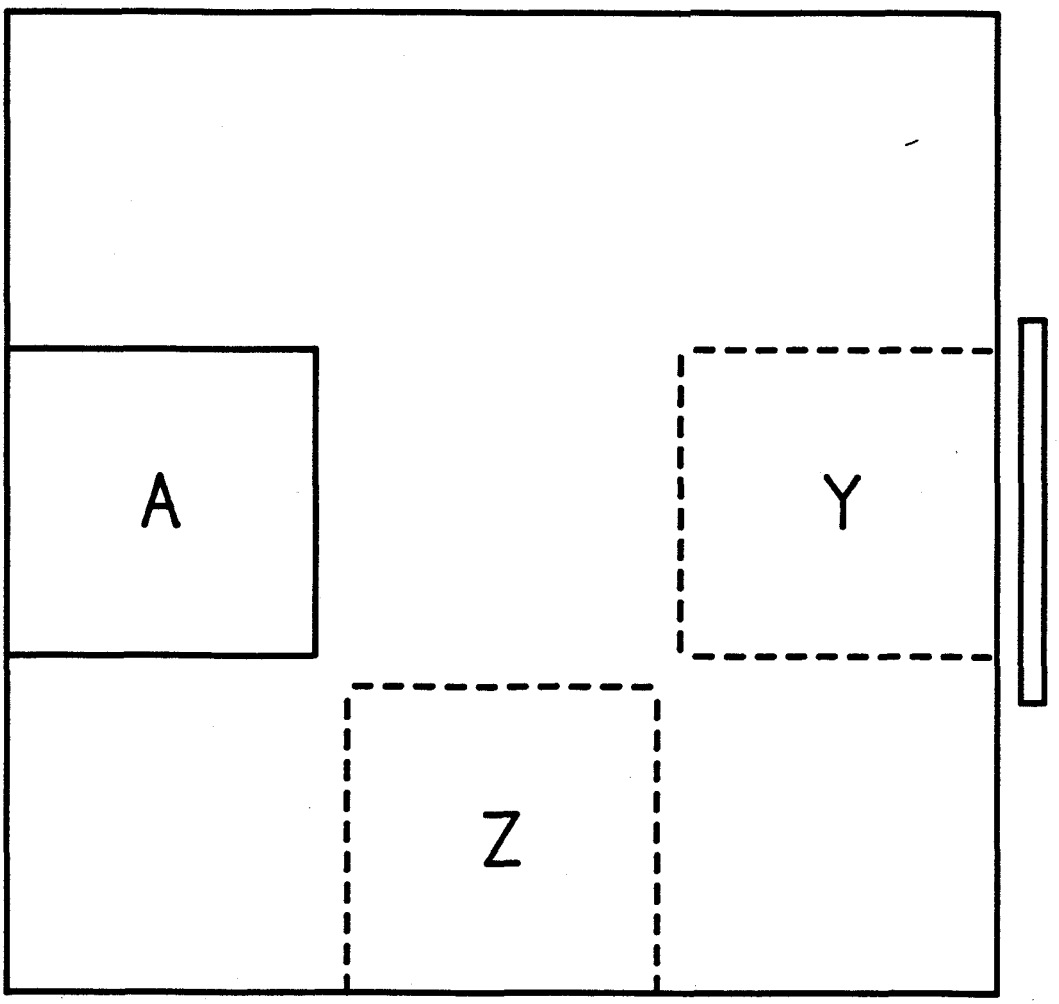
provoquent, ont moins souvent entrainé ce genre de réponse). Dans un premier temps nous avons pensé que ces comportements indésirables rendraient extrêmement difficile l'établissement des courbes d'extinction. En effet, ces déplacements en cercles, irréguliers, ne permettaient pas aux poussins de passer, à chaque tour, sur la zone active. Ceux-ci se trouvaient donc placés, contre notre souhait, dans une procédure de conditionnement à renforcement aléatoire. On sait qu'il est particulièrement difficile d'éteindre la réponse opérante apprise dans ce type de condition. Nous avons atténué cette difficulté en adaptant la surface de la zone active.

Les procédures décrites ci-après (pour le stimulus visuel comme pour le stimulus auditif) correspondent donc uniquement à celles qui ont été retenues à la suite de ces recherches préalables et qui ont effectivement permis de mettre en évidence l'apprentissage de la réponse opérante.

Procédure

Les trois poussins utilisés dans cette expérience sont âgés d'un jour lors de la première séance. Ils sont marqués sur le sommet de la tête à l'aide d'un crayon feutre pour être identifiés et sont introduits individuellement dans la cage expérimentale, elle-même placée dans une enceinte insonorisée. Ils y séjournent cinq minutes au terme desquelles ils sont replacés dans leur cage d'élevage. Chaque sujet est réintroduit dans la cage expérimentale toutes les trente minutes. L'apparition du stimulus visuel (V) sur un des côtés de la cage est déterminée par le passage sur une zone active située au niveau du côté opposé. Cette zone est matérialisée sur le plancher de la cage sous la forme d'un carré noir correspondant à 12 centimètres de côté, soit l'équivalent de 20 cellules (figure 17: cette figure est commune à l'expérience décrite ci-dessous et à d'autres expériences des chapitres suivants; seule la zone active est ici programmée et matérialisée sur le plancher de la cage expérimentale).

Nous avons déja signalé plus haut la difficulté d'effectuer un modelage selon la procédure traditionnelle, c'est-à-dire privilégiant l'éloignement progressif de la zone active. Nous avons donc choisi d'employer une autre technique et de placer immédiatement cette zone



BU LILLE

-Figure 17-

Schéma de la cage expérimentale.

Selon les cas une (chapitre I) ou trois zones (chapitre II) sont programmées. Le passage du poussin sur la zone active "A" déclenche l'apparition du stimulus visuel sur le côté opposé de la cage, au niveau de la zone "Y". La zone "Z" sert de contrôle. Les zones "Y" et "Z" ne sont pas matérialisées sur le plancher de la cage et sont représentées sur cette figure par des tirets. La glace sans tain est symbolisée par un épaississement face à la zone "Y".

au niveau du mur opposé au stimulus. Afin de faciliter l'apprentissage de la réponse motrice d'éloignement nous avons, durant les deux premières séances du modelage, offert aux sujets la possibilité de voir son image à la fois à proximité de la zone active et au niveau du mur opposé de la cage. Nous avons fait l'hypothèse que le fait d'apercevoir son image à proximité de la zone noire permettrait aux poussins d'apprendre plus rapidement le rôle de celle-ci et qu'inversement le fait d'apercevoir son image sur le mur opposé les inciterait à s'éloigner de la zone active et ainsi à faire des allers et retours entre les deux miroirs. Aprés ces deux séances, le passage sur la zone noire ne déclenche plus que l'apparition de l'image lointaine. La présentation du stimulus est limitée à 20 secondes au terme desquelles le poussin doit pénétrer à nouveau sur la zone active pour obtenir le renforcement. L'activité locomotrice, déjà peu marquée chez les poussins de cet âge, n'a évidemment pas été favorisée par l'arrêt de la présentation de l'image proche de la zone active. Ceci nous a incité à effectuer un modelage durant les premières séances en poussant doucement deux fois par séance les oiseaux les plus inactifs. Cette procédure, appliquée uniquement en fin de séance, a permis de faire en sorte que tous les oiseaux voient leur image au minimum deux fois par période. Le modelage est arrêté dès que les oiseaux présentent une activité les amenant à effectuer deux passages spontanés sur la zone active au cours d'une même période.

Les poussins présentent, au moins dans les premières phases du conditionnement des successions irrégulières de périodes d'activité et d'inactivité. Le fait de les utiliser, périodiquement, toutes les trente minutes et durant toute la journée minimise l'incidence de ce phénomène sur les résultats. Cette irrégularité de l'activité, encore aggravée par les stimulations auditives, a néanmoins posé un problème important au niveau du choix des critères d'acquisition et d'extinction. Ce choix a donc été guidé par les résultats des pré-expériences que nous avions réalisées et nous avons décidé de retenir comme critère d'acquisition un nombre de passages spontanés sur la zone active au moins deux fois supérieur à celui exigé lors du modelage (soit quatre passages par séance de cinq minutes) et ce, durant trois séances consécutives. Pour ce qui est de l'extinction,

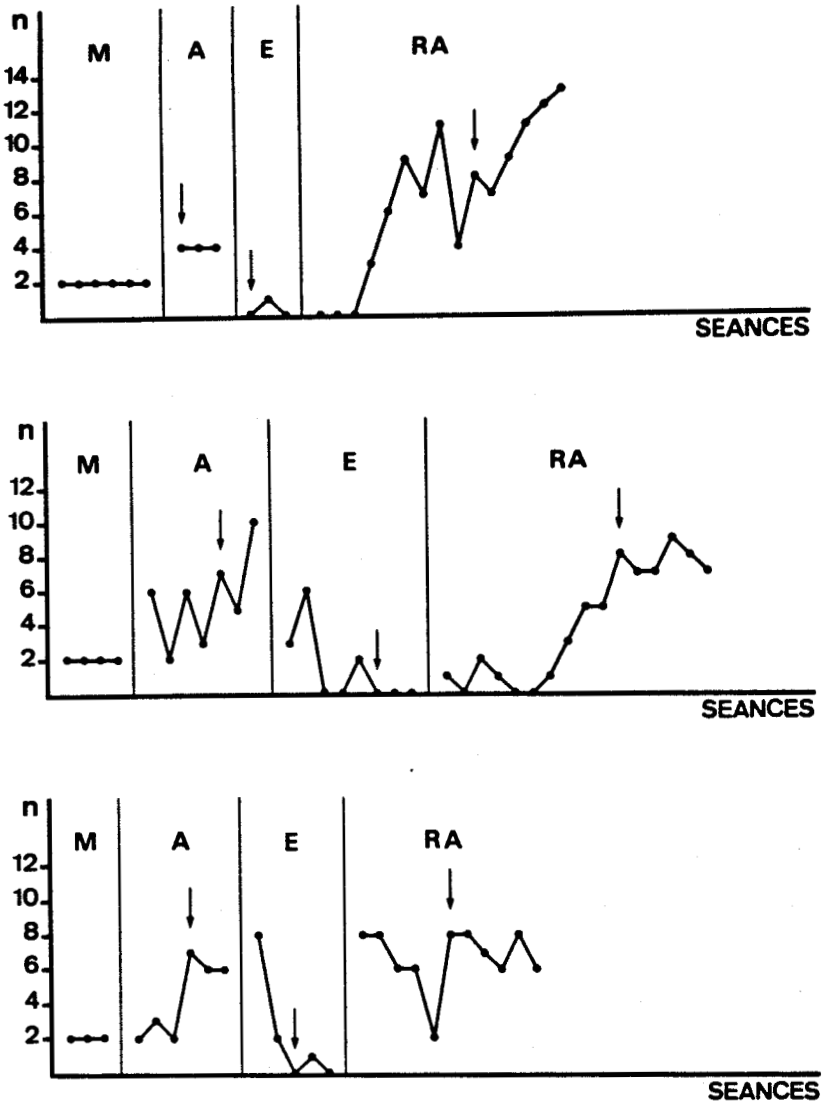
nous avons exigé que le nombre de passages sur cette zone redescende, durant trois séances, en dessous du niveau atteint au cours du modelage. Enfin, lors de la phase de réapprentissage, le critère a été rendu plus sévère et nous avons attendu que les oiseaux effectuent un nombre de passages sur la zone active triple de celui imposé lors du modelage (soit six passages par séance) et cela durant six séances consécutives.

Résultats

Les performances de chacun des trois poussins de cette expérience sont présentées sur la figure 18. On constate que les poussins sont effectivement capables d'apprendre à effectuer une réponse d'éloignement pour établir un contact visuel avec un partenaire. La non présentation de l'image de l'oiseau lors de la phase d'extinction provoque une diminution du nombre de réponses opérantes. Au contraire, la réapparition de ce stimulus lors de la phase de réapprentissage provoque une nouvelle augmentation du nombre de ces réponses. Les critères imposés pour chacune de ces phases sont atteints. Bien que nous n'ayons pas quantifié ce paramètre, nous avons vu se développer une réponse d'approche, très marquée, du poussin vers son image. Les oiseaux effectuent donc des allers et retours entre la zone active et le miroir. Se succèdent ainsi, d'une part une réponse opérante d'éloignement et, d'autre part une réponse de consommation se traduisant par le comportement d'approche vers le miroir.

Conclusion

Il a été signalé plus haut que le stimulus visuel d'empreinte peut constituer un agent renforçateur dans une procédure de conditionnement opérant. Notre expérience démontre que l'image du sujet dans un miroir peut jouer le même rôle. En outre, les poussins sont capables d'apprendre une réponse opérante qui les oblige à s'éloigner de l'agent renforçateur. Toutefois il faut se souvenir que nous avons fait l'hypothèse que la vision de la propre image du poussin dans un miroir pouvait être assimilée à la vision d'un congénère. Bien que la probabilité en soit extrêmement faible, il est possible que la valeur appétitive du stimulus visuel ne possède pas un caractère spécifique mais soit liée aux variations de luminosité



BU LILLE

-Figure 18-

Courbes d'apprentissage des trois poussins placés dans une situation de conditionnement opérant dans laquelle l'agent renforçateur est constitué par la vision de son image dans un miroir.

La réponse opérante exige l'éloignement du sujet par rapport au stimulus. Le critère, peu exigeant au cours de la phase d'acquisition (nombre d'appuis égal à deux fois celui imposé lors du modelage durant trois séances consécutives), a été choisi en fonction des résultats de pré-expériences. Le critère de réacquisition est plus sévère (trois fois le niveau du modelage durant six séances consécutives). L'extinction qui sépare ces deux phases est considérée comme réalisée quand le nombre de passages sur la zone active retombe à un niveau inférieur à celui du modelage pendant trois séances consécutives. Le moment où l'oiseau commence la série de séances qui lui permet d'atteindre les critères fixés est indiqué par une flèche.

inévitables lors de l'allumage ou de l'extinction des lampes. Il importe donc de lever ce doute et ceci fera l'objet d'une partie des expériences du chapitre III.

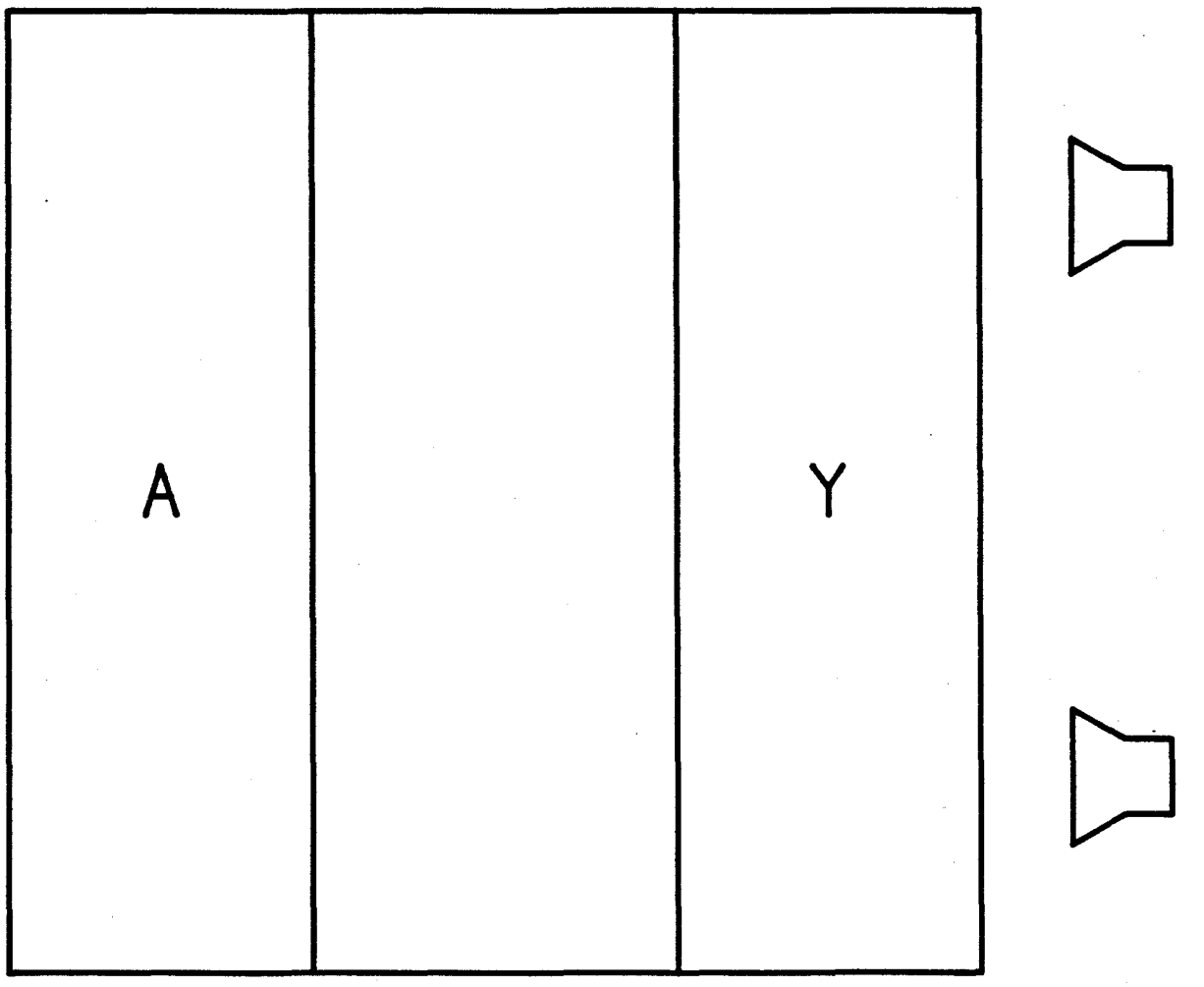
Le comportement d'allers et retours signalé plus haut nous paraît intéressant car il montre que l'effet observé au cours des phases d'acquisition et de réacquisition traduit bien une recherche du stimulus visuel. Ce comportement sera analysé plus en détail dans le chapitre suivant.

EXPERIENCE 2: ELOIGNEMENT ET AUDITION DES VOCALISATIONS DES CONGENERES

Cette deuxième expérience est destinée à tester à la fois la valeur appétitive du gazouillis des congénères et les capacités de poussins à s'éloigner d'une source sonore diffusant ce stimulus.

Procédure

Sept poussins âgés d'un jour lors de la première séance ont été utilisés dans cette expérience. Ils sont placés individuellement dans la cage expérimentale, durant cinq minutes, plusieurs fois par jour. Le passage sur une zone active, matérialisée sur le plancher de la cage et placée contre le mur opposé à celui où se trouvent les haut-parleurs diffusant les cris des congénères, détermine l'audition de ceux-ci. Comme précédemment la durée de présentation du stimulus est limitée à vingt secondes maximum. En raison des problèmes évoqués plus haut et liés à l'apparition de comportements "superstitieux", la taille de la zone active a été sensiblement agrandie et elle couvre maintenant la totalité de la largeur de la cage. Elle représente donc un rectangle de 40 x 12 centimètres (figure 19: comme précédemment cette figure est commune à l'expérience décrite dans ce chapitre et à d'autres expériences des chapitres suivants; seule la zone active est donc programmée ici et matérialisée sur le plancher de la cage). Là encore un modelage s'est avéré nécessaire et, durant les premières séances, nous avons poussé doucement les poussins vers la zone active. Comme lors de l'expérience précédente, cette procédure n'a été appliquée qu'en fin de séance et a été arrêtée dès l'apparition de



BU LILLE

-Figure 19-

Schéma de la cage expérimentale.

La taille des deux zones programmées ici a été augmentée afin d'atténuer les problèmes liés à certains comportements "superstitieux" (voir le texte). Le passage sur la zone "A" détermine l'audition des cris des congénères grâce à des haut-parleurs situés au niveau du côté opposé de la cage, à proximité de la zone "Y". Cette dernière n'est pas matérialisée sur le plancher de la cage au cours de cette expérience. Cette configuration a été utilisée dans d'autres expériences au cours des chapitres suivants avec parfois de légères modifications qui ont, à chaque fois, été précisées dans le paragraphe décrivant la procédure.

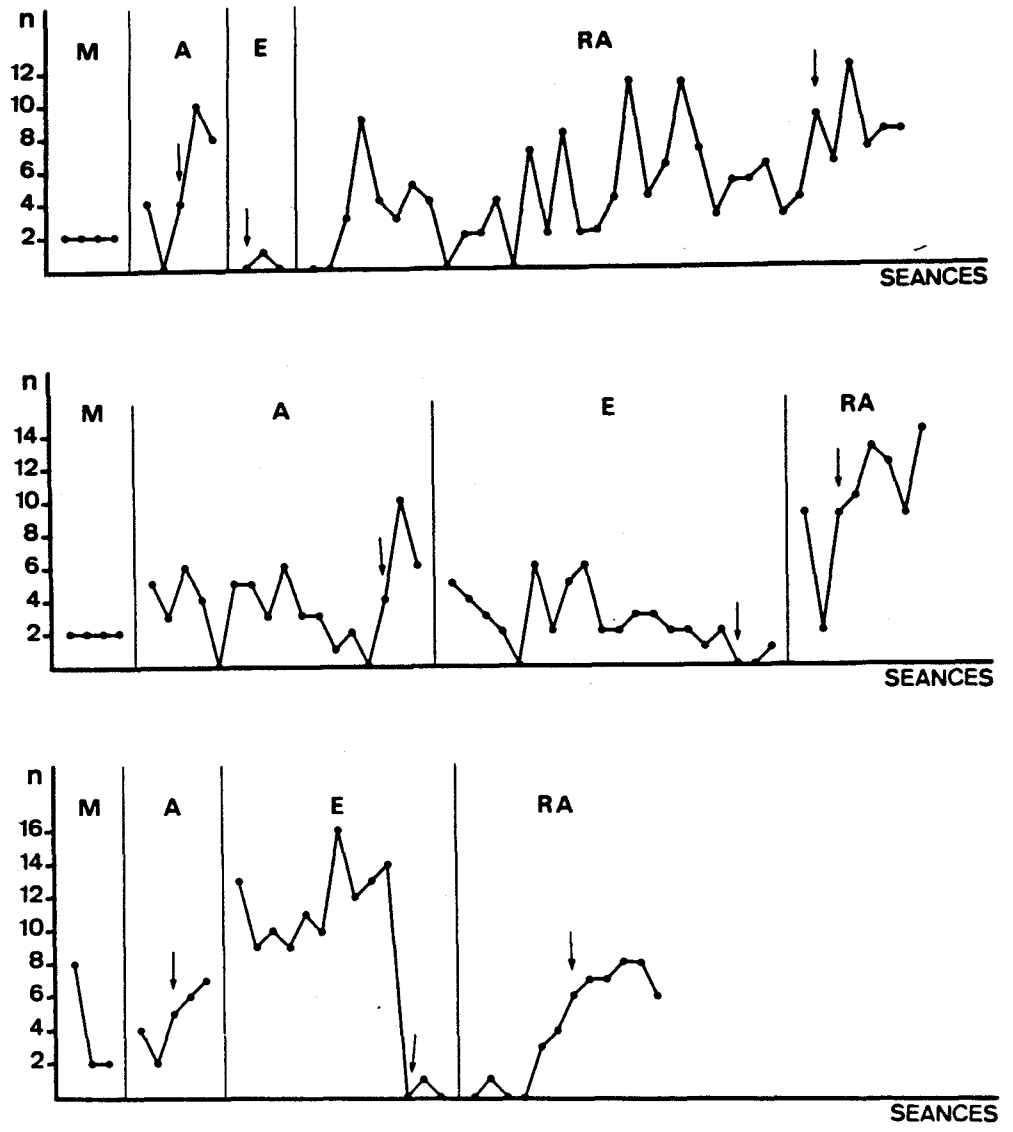
passages spontanés sur la zone active. L'aggrandissement de la zone active rend plus probable le passage sur celle-ci; nous avons cependant décidé de retenir les mêmes critères que précédemment.

Résultats

Les résultats sont présentés dans la figure 20. L'un des poussins a été éliminé au cours de la phase d'extinction: il manifestait en effet à ce moment des réactions de fuite qui rendaient impossible le recueil des données. Les résultats obtenus avec les six sujets restant font apparaître l'extrême irrégularité du comportement des poussins dans cette expérience. Cette irrégularité rend les critères plus difficiles à atteindre et allonge les différentes phases de ce conditionnement. C'est ainsi que l'un des poussins n'atteint le critère de réapprentissage qu'au terme de la quatre-vingt treizième séance (le septième jour). La longueur de cette dernière phase peut aussi s'expliquer par le choix d'un critère plus sévère. Néanmoins, cette expérience met en évidence que les poussins sont capables d'effectuer une réponse opérante qui leur impose de s'éloigner de la source sonore pour obtenir l'audition de leurs congénères. Toutefois, ici encore, nous avons noté des comportements d'approche vers la source stimulante qui montrent que les poussins ont localisé celle-ci.

Conclusion et Discussion

Cette deuxième expérience montre que l'audition du gazouillis des congénères constitue un agent renforçateur pour un poussin isolé temporairement. Ce résultat est différent de celui que nous avons obtenu chez l'Inséparable avec le cri de contact. Ceci sera discuté plus loin mais, d'ores et déjà, on peut se demander si le processus qui est à l'origine de la signification des vocalisations est le même chez ces deux espèces. Deux autres éléments apparaissent avec cette expérience: d'une part la grande variabilité intra-individuelle des performances, déjà constatée de nombreuses fois au cours des pré-expérimentations et signalée plus haut, et d'autre part l'existence, ici aussi, d'une réponse d'approche vers la source stimulante.

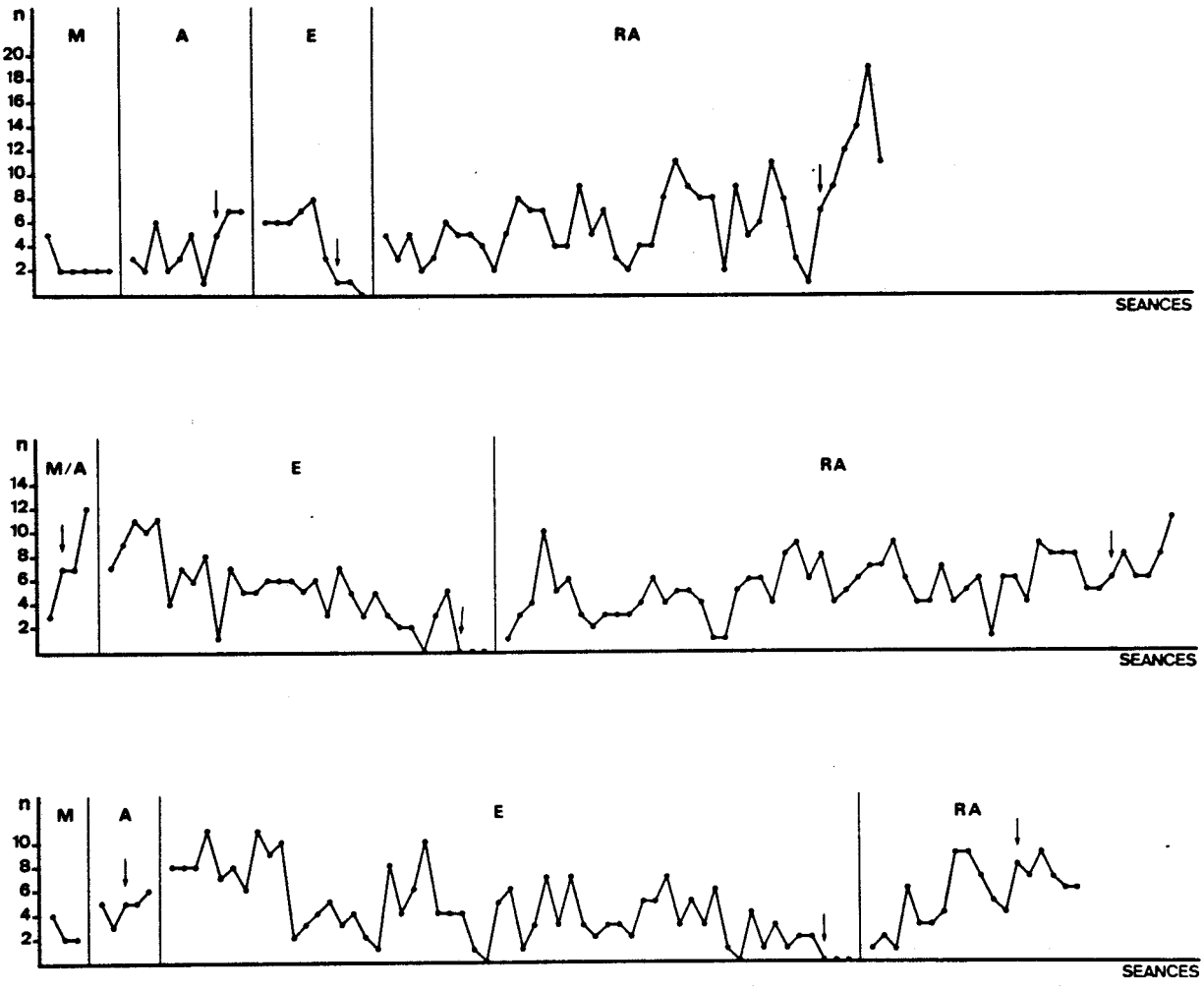


BU LILLE

-Figure 20a-

Courbes d'apprentissage des poussins dont la réponse opérante est renforcée par l'audition des cris des congénères.

Les critères retenus pour chacune des phases sont les mêmes que précédemment. Les oiseaux présentent dans ce type de situation un comportement extrêmement irrégulier, avec des variations d'activité importantes qui retardent le moment où le critère est atteint. Ce sont ces variations, constatées également au cours de pré-expériences, qui ont guidé le choix des critères. En particulier, nous avons remarqué que le choix d'un critère d'apprentissage plus sévère interdisait par la suite, et en dépit de la multiplication des séances d'extinction, une diminution permanente de la réponse opérante. C'est pour cette raison que nous avons choisi d'exiger, pour la phase d'acquisition, un nombre de passages qui n'est que le double de celui réalisé durant le modelage.



BU
LILLE

-Figure 20b-

Courbe d'apprentissage des poussins dont la réponse opérante est renforcée par l'audition des cris des congénères (suite).

Quoi qu'il en soit, les poussins utilisés dans les deux expériences de ce chapitre se révèlent capables d'apprendre une réponse opérante qui les oblige à s'éloigner d'un stimulus social appétitif. Il semble donc que, conformément à l'hypothèse de Skinner, on puisse modifier le comportement du poussin en inversant les conséquences de ce comportement sur l'environnement. Néanmoins l'observation des réponses d'approche nous a incité à préciser les rapports entre celles-ci et la réponse opérante.

CHAPITRE II

LE CONFLIT ENTRE LA REPONSE D'APPROCHE ET LA REPONSE D'ELOIGNEMENT

La nature particulière des stimulus que nous utilisons (stimulus sociaux) nous a incité, comme nous l'avons fait dans la première partie de ce travail, à considérer que le recueil du seul nombre de réponses, comme c'est traditionnellement le cas dans le cadre du conditionnement opérant, est insuffisant. Nous avons donc repris les expériences précédentes en tenant compte à la fois du nombre de réponses d'éloignement et de leur durée. Dans le but d'analyser plus en détail les comportements d'approche, nous avons également comptabilisé le nombre et la durée des passages sur une zone située à proximité de la source stimulante. Ceci nous a permis de préciser les rapports entre ces deux réponses qui nécessitent des déplacements en sens inverse et d'analyser la persistance de ces comportements lors des différentes phases de présentation ou de retrait du stimulus.

Les expériences précédentes et, surtout, les nombreuses pré-expériences que nous avons réalisées ont révélé les variations importantes de l'activité générale des poussins au cours de la journée. Dans cette étude, destinée à analyser le conflit entre la réponse d'approche et la réponse d'éloignement, nous avons tenté de minimiser l'incidence de ces variations sur nos résultats. Pour cela, en plus de l'utilisation des poussins à différents moments de la journée, nous avons fait le choix de traiter globalement les performances des sujets et de regrouper les données par blocs de trois séances. De ce fait, il a bien sûr été impossible d'effectuer des apprentissages "individualisés" comme dans le chapitre précédent et ainsi d'amener les différents poussins à un niveau de performance identique.

I. LA REPONSE D'APPROCHE VERS LE STIMULUS VISUEL

Cette première expérience est destinée à étudier de manière plus précise le conflit entre la réponse d'approche naturellement effectuée lors de la présentation des stimulus visuels émis par un partenaire et la réponse d'éloignement que nous imposons pour obtenir ces stimulus.

Procédure

Toutes les trente minutes, les poussins sont introduits dans la cage expérimentale, elle-même placée dans une enceinte insonorisée. Ils y séjournent cinq minutes au terme desquelles ils sont replacés dans leur cage d'élevage. L'apparition du stimulus visuel (V) est déterminée par le passage sur une zone active, matérialisée sur le plancher de la cage sous la forme d'un carré noir de 12 centimètres de côté (figure 17).

Deux autres zones sont également programmées. La première "Y" (12 x 12 centimètres) est située au niveau du mur opposé, face à la glace sans tain et permet d'enregistrer à la fois le nombre de passages à ce niveau et le temps passé face à la glace. Cette zone n'est pas matérialisée sur le plancher de la cage. La deuxième zone "Z" (également 12 x 12 centimètres) sert de contrôle et est située contre un des murs de côté, à mi-distance des deux autres zones. Elle n'est pas non plus matérialisée et permet également d'enregistrer nombre et durée des passages. Elle permet donc d'avoir une idée de l'activité des poussins dans le reste de la cage.

Comme précédemment, nous avons effectué un modelage en poussant les poussins deux fois par séance vers la zone active. Cette procédure n'a été appliquée qu'en fin de séance et stoppée pour tous les poussins après la neuvième séance. En outre, durant les deux premières séances, le passage sur la zone active détermine l'apparition du stimulus visuel aux deux extrémités de la cage. La présentation de "V" est limitée à 20 secondes au terme desquelles le poussin doit pénétrer à nouveau sur la zone active pour obtenir le stimulus.

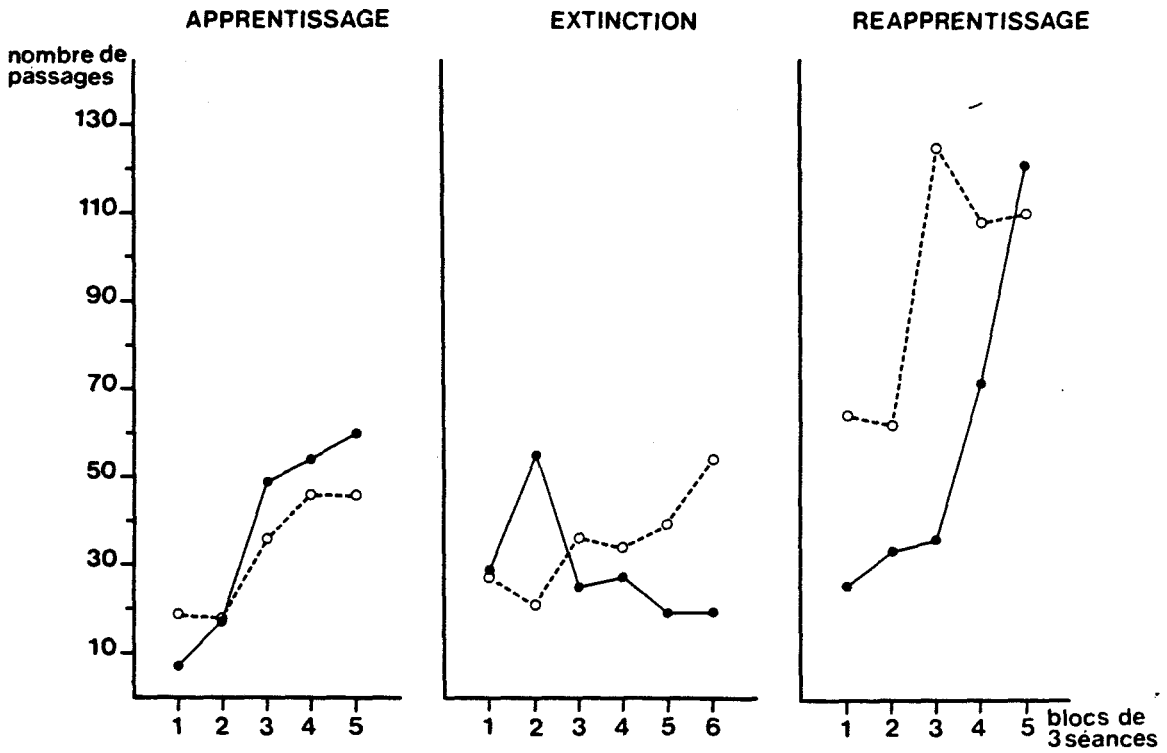
Les poussins présentent, en particulier durant les premières phases de l'apprentissage, des successions irrégulières d'activité et

d'inactivité. Le fait de les utiliser périodiquement, toutes les trentes minutes et durant toute la journée minimise l'incidence de ce phénomène sur les résultats. Cependant, ainsi que nous l'avons déjà signalé, nous avons choisi de ne pas traiter les poussins individuellement et de regrouper les données par blocs de trois séances. Nous avons donc imposé à tous les sujets le même nombre de séances aussi bien lors des phases de présentation du stimulus qu'au cours de la phase de retrait.

Au cours de la première phase de présentation du stimulus nous considérons que les sujets ont appris la réponse d'éloignement lorsqu'ils effectuent un nombre de passages sur la zone active double ou supérieur à celui que nous imposions par séance au cours du modelage (deux passages), ce nombre étant calculé sur trois séances consécutives et pour les cinq poussins (soit au total 60 passages sur la zone active). Pour la phase de suppression du stimulus nous avons attendu que la performance des cinq oiseaux retombe, durant deux fois trois séances, à un niveau comparable à celui du modelage. Enfin, au cours de la deuxième phase de présentation du stimulus, nous avons retenu un nombre de passages sur la zone active, toujours calculé sur trois séances et pour les cinq poussins, au moins égal à soixante et ce durant deux blocs de trois séances.

Résultats

Les données présentées dans la figure 21 correspondent aux résultats des cinq poussins traités ensemble et ne reprennent pas les séances de modelage. On constate, lors des premières séances qui correspondent à l'arrêt du modelage, une chute importante du nombre de passages sur la zone active, chute qui montre que les oiseaux ne maîtrisent pas encore la situation expérimentale. L'augmentation progressive de la performance des oiseaux au cours des séances suivantes leur permet d'atteindre le nombre fixé au terme d'un total de quinze séances. Sur la zone "Y", le nombre de passages, plus élevé dès le début de l'apprentissage, augmente également bien que dans des proportions moindres (tableau XI). Au contraire les oiseaux passent trés peu sur la zone contrôle "Z". Leur comportement est donc spécifiquement orienté à la fois vers la zone active et la zone proche



BU LILLE

-Figure 21-

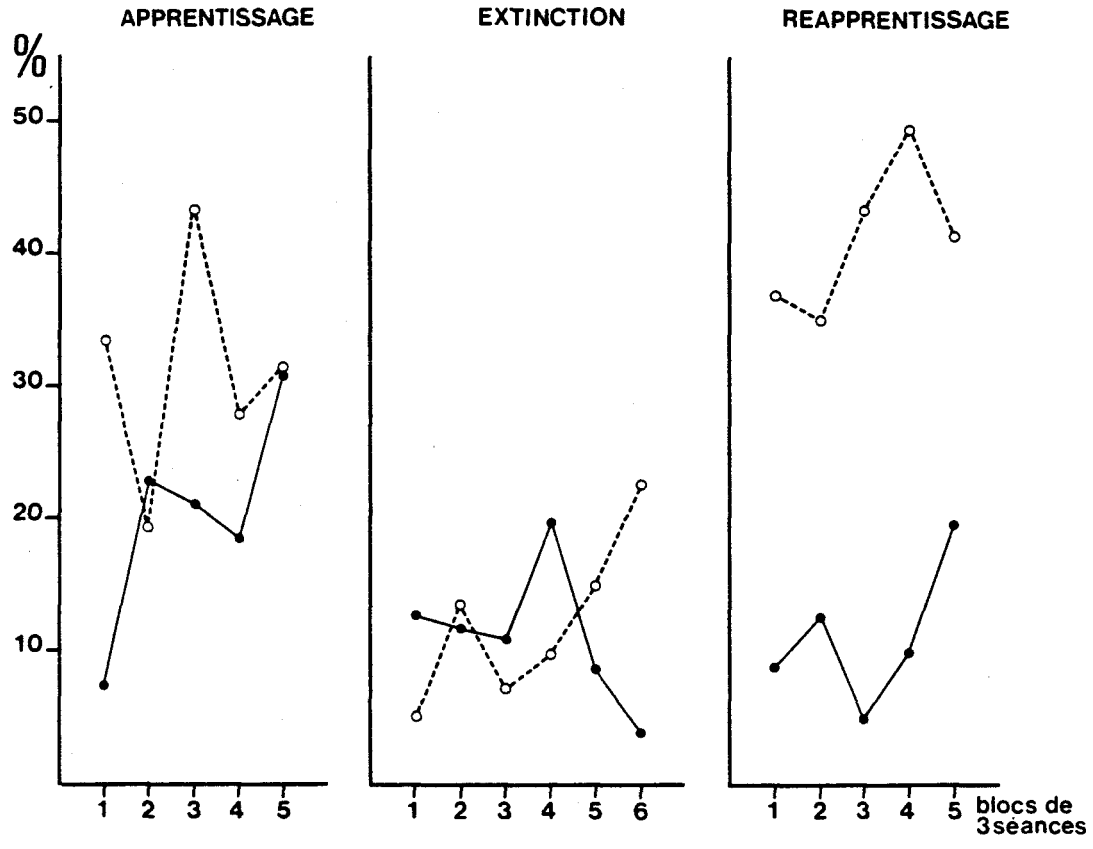
Evolution des nombres de réponses d'approche et de réponses opérantes renforcées par la vision de l'image de l'oiseau dans le miroir.

Les courbes représentent l'évolution des nombres totaux de passages sur les différentes zones, pour tous les poussins et par bloc de trois séances. Au cours de l'apprentissage, le nombre de passages sur la zone active augmente jusqu'à atteindre le chiffre fixé au terme de quinze séances. On note une augmentation parallèle sur la zone située en face du miroir. La suppression du stimulus provoque initialement une chute sur les deux zones mais, par la suite, les oiseaux orientent séléctivement leur comportement vers la zone proche du miroir. Au cours de la phase de réapprentissage, les nombres de passages sur la zone active et sur la zone "Y" augmentent très fortement. Ces résultats traduisent un comportement d'allers et retours sur l'axe zone "A" - zone "Y". Durant toute cette expérience, la zone contrôle "Z" est très peu fréquentée et les nombres de passages réalisés sur cette zone ne sont pas représentés sur cette figure.

●—● : évolution du nombre de passages sur la zone "A".
o---o : évolution du nombre de passages sur la zone "Y".

du miroir et les nombres de passages sur ces deux zones traduisent un comportement d'allers et retours entre ces deux points. La comparaison des temps passés sur chacune des deux zones nous paraît également intéressante. En effet il apparaît qu'à la fin de cette phase les poussins passent quatre fois plus de temps sur la zone active qu'au cours des trois premières séances et qu'en outre ils y passent un temps sensiblement égal à celui enregistré sur la zone "Y" (figure 22). Ceci montre donc non seulement que les poussins ont appris à effectuer une réponse opérante qui les oblige à s'éloigner d'un stimulus puissamment attractif, ce qui confirme les résultats de l'expérience précédente, mais qu'en outre l'augmentation de la durée de séjour sur la zone active, lointaine, met en évidence une inhibition partielle de la réponse d'approche. Enfin, et bien que ce paramètre n'ait pu être quantifié, la vision de l'image provoque trés souvent l'arrêt des cris de détresse, normalement émis dans cette situation où le poussin est isolé, et entraîne l'émission du gazouillis.

La suppression du stimulus visuel au cours de la phase suivante provoque dès les premières séances une chute importante du nombre de passages sur les deux zones principales. Les durées de séjours diminuent également très fortement. Sur la zone contrôle "Z" le nombre des passages reste extrêmement faible. Ceci traduit le fait qu'en dépit de la diminution de l'activité des poussins, ceux-ci orientent toujours leur comportement sur l'axe zone active - zone proche du miroir. Pendant la deuxième série de trois séances on constate une importante reprise de l'activité, uniquement sur la zone qui permettait l'accès au renforcement dans la phase de conditionnement. Par la suite, cette recherche autour de la zone précédemment active diminue et le nombre de passages retombe à un niveau semblable à celui du modelage au terme du quatrième bloc de trois séances. Le critère est donc atteint; toutefois, au cours des deux dernières séries de trois séances, les poussins manifestent une reprise de l'activité sur la zone "Y" et le nombre de passages sur cette zone dépasse celui réalisé sur la zone active. Nous avons donc décidé de prolonger cette phase et six séances supplémentaires ont été effectuées. Les résultats obtenus ont confirmé à la fois l'extinction



BU LILLE

-Figure 22-

Evolution des durées de séjours sur la zone active renfocée par la vision de l'image dans le miroir et sur la zone proche du miroir.

Comme dans la figure précédente les données qui concernent la zone "Z" ne sont pas représentées. Durant toute la première phase, le temps passé à proximité du miroir reste à un niveau élevé et celà en dépit de l'évolution enregistrée sur la zone active. La suppression du stimulus fait chuter le temps passé sur cette zone alors que dans le même temps il augmente sur la zone "Y". Au cours du réapprentissage, cette tendance s'accentue et les poussins séjournent préférentiellement sur la zone proche du miroir.

Légende identique à la figure précédente.

de la réponse opérante (dans la mesure où le nombre de passages sur la zone active a encore diminué) et le développement d'une activité spécifiquement orientée vers "Y", c'est-à-dire en fait vers le côté de la cage où était précédemment présenté le stimulus. L'analyse des durées confirme que le comportement évolue de manière différente sur les deux zones ($F(1,4)=14,32$; $P<.05$) et, au cours du sixième bloc, l'activité est significativement plus importante sur "Y" ($F(1,4)=8,57$; $P<.05$). Il semble donc qu'en dépit de la disparition du stimulus visuel les poussins aient retenu sa localisation et que la réponse d'approche "normale" prédomine à nouveau.

La tendance à la recherche autour de "Y" persiste à un niveau élevé et même s'amplifie au cours de la phase suivante pendant laquelle le stimulus est de nouveau présenté ($F(14,56)=3.87$; $P<.01$). Le nombre de passages sur la zone active augmente également de manière significative. Le chiffre que nous avions fixé est atteint à la quinzième séance. Durant toute cette phase de réapprentissage le temps passé sur "Y" reste supérieur à celui passé sur la zone active et ceci en dépit d'une légère augmentation sur cette dernière.

Conclusion

Cette expérience confirme que la vision d'un congénère constitue un agent renforçateur dont la présentation fait augmenter la fréquence d'une réponse d'éloignement. Elle met également en évidence qu'il est possible de distinguer correctement cette réponse opérante d'éloignement de la réponse d'approche normalement engendrée par un stimulus attractif. Ceci montre donc que le poussin est capable de s'adapter à une inversion des conditions normales de l'environnement mais que, d'une part, cet apprentissage est relativement lent et que, d'autre part, la réponse normale d'approche persiste à un niveau très élevé. Ce comportement traduit sans doute la nécessité, pour les poussins, de "consommer" le stimulus. Il est probable que les procédures utilisées par Bateson et Wainwright (1972) et Heim et Bjerke (1983) ne tenaient pas assez compte de cette lenteur de l'apprentissage et de l'importance de la réponse consommatoire. Le fait qu'au cours de la phase de suppression du stimulus les poussins continuent activement leur recherche sur la zone "Y", alors même que

le stimulus n'est plus présent, pose sans doute un problème mais ceci peut peut-être interprété en termes d'adaptation. De fait, pour un poussin isolé, il est probablement plus adapté écologiquement de poursuivre sans faiblir la recherche des congénères. Quoi qu'il en soit, il est intéressant de noter l'évolution différente, sur les zones "A" et "Y", des deux paramètres retenus, à savoir la durée des séjours et la fréquence des passages. En effet, sur la zone "Y", ces deux paramètres évoluent parallèlement. Sur la zone active, au contraire, le nombre de passages augmente, en particulier au cours de la deuxième phase de présentation du stimulus, alors que la durée des séjours évolue peu. Le passage sur la zone active constitue donc bien le "moyen", pour le poussin, d'accéder au "but" qu'est la vision du congénère.

II. ETUDE DE LA REPONSE D'APPROCHE PROVOQUEE PAR LES VOCALISATIONS DES CONGENERES

Cette deuxième expérience a été réalisée dans le but d'étudier l'orientation du comportement locomoteur des poussins en réponse à la diffusion de cris de congénères.

Procédure

Les détails de la procédure ont été choisis, comme lors de l'expérience précédente, avec le souci de maximiser, dès les premiers essais, les chances de réaliser la réponse opérante correcte qui permet d'obtenir le stimulus. Une zone "Y", non matérialisée sur le plancher de la cage, a été programmée au niveau de la paroi où sont placés les haut-parleurs et permet donc d'enregistrer le nombre de passages et le temps passé à proximité de ceux-ci. La zone active (noire) a, comme précédemment, été placée près de la paroi opposée. Dans le but d'éviter les problèmes liés aux comportements superstitieux (déplacements en cercles), sa largeur a été augmentée (40 x 12 centimètres; figure 19).

Les quatre poussins utilisés dans cette expérience sont placés individuellement dans la cage expérimentale durant cinq minutes (300

s). Le passage sur la zone active déclenche la diffusion des cris enregistrés durant un maximum de vingt secondes, que le poussin séjourne ou non sur la zone. Au terme de ces vingt secondes, le poussin doit en sortir puis y pénétrer de nouveau pour obtenir une nouvelle diffusion.

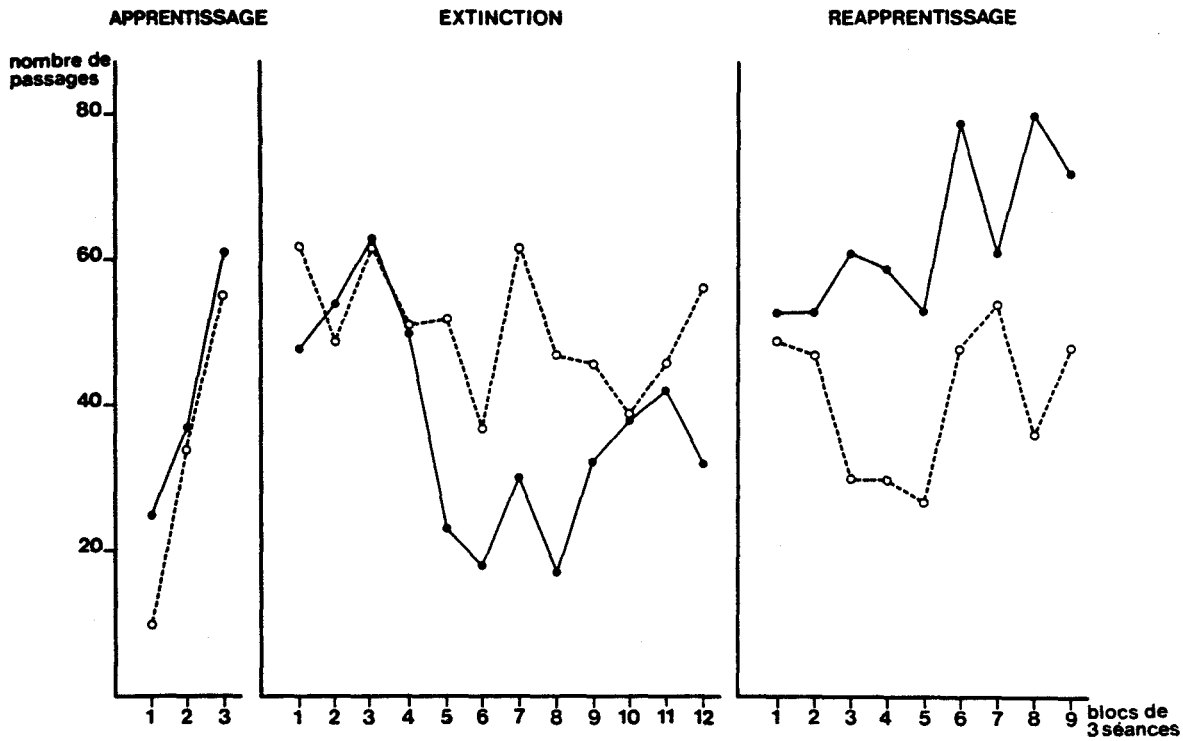
En raison de la relative difficulté à maîtriser cet apprentissage, nous avons ici encore effectué un modelage. Dans un souci de cohérence avec l'expérience précédente nous avons poussé doucement les poussins vers la zone active deux fois par séance. Le modelage a été arrêté dès l'apparition de réponses spontanées, soit en fait ici après la huitième séance.

La grande variabilité intra-individuelle notée dans le chapitre précédent lors de la diffusion des vocalisations des congénères nous a incité à être plus exigeant lors de l'acquisition. Le niveau de base a, cette fois encore, été déterminé par le nombre de passages sur la zone active au cours du modelage; l'apprentissage a été considéré comme réalisé lorsque les oiseaux effectuaient un nombre de passages, sur cette zone, double du niveau de base et cela durant deux groupes de trois séances. Une fois ce chiffre atteint le stimulus auditif n'était plus présenté. Le retour à ce niveau, durant également deux fois trois séances, nous a servi de référence pour définir la fin de cette deuxième phase. Par la suite, nous avons soumis les oiseaux à un réapprentissage. Le comportement des poussins lors de la phase de suppression du stimulus nous a obligé à augmenter encore notre niveau d'exigence pour déterminer l'arrêt de cette expérience.

Résultats

Un des quatre poussins a été éliminé à la fin de la phase d'apprentissage. En effet, en dépit du modelage effectué durant les premières séances il présentait, au moment où les autres sujets ont atteint le critère que nous avions fixé, une inactivité quasi totale. Cette inactivité semblant liée à son état physique, nous avons préféré ne pas poursuivre l'expérience avec ce sujet. Les résultats concernent donc uniquement les trois poussins restant, traités ensemble.

L'évolution du nombre des passages sur la zone "A" est significative ($F(5,10)=5,21$; $P<.05$) et le niveau d'apprentissage que



-Figure 23-

Evolution des nombres de réponses sur la zone active déclenchant l'audition des vocalisations et sur la zone proche de la source sonore.

BU LILLE

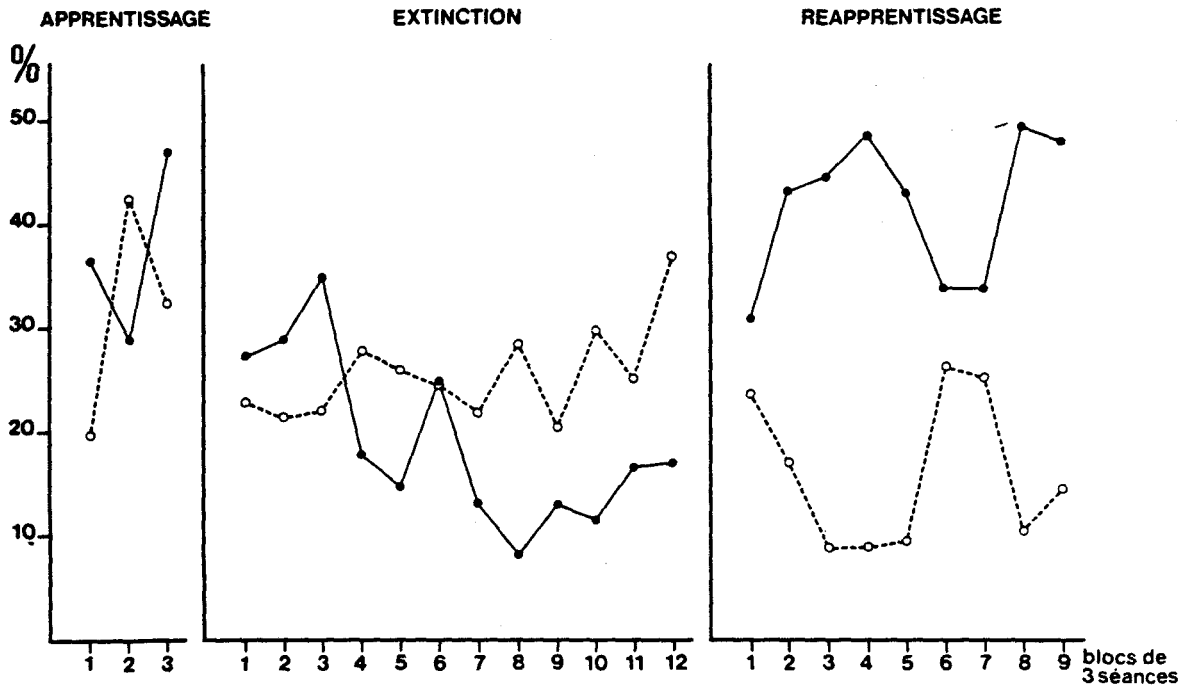
Comme dans le cas précédent, les nombres de réponses évoluent parallèlement sur les deux zones au cours de l'apprentissage. Au cours de la phase de suppression du stimulus le comportement des poussins traduit une recherche de la source sonore et le nombre de passages reste à un niveau élevé sur la zone "Y" alors qu'il chute sur la zone active. Lors de la phase suivante les sujets passent plus souvent sur la zone active, éloignée des haut-parleurs, ce qui met en évidence la valeur appétitive des vocalisations des congénères.

●——● : évolution des nombres de passages sur la zone "A".

o---o : évolution des nombres de passages sur la zone "Y".

nous avions déterminé a été atteint au terme de neuf séances seulement (non comprises les séances de modelage). Le nombre obtenu lors des trois dernières séances se situe à un niveau élevé, supérieur à la valeur fixée (figure 23). Au cours de cet apprentissage, on voit se développer une réponse d'approche vers la source sonore. Ceci se traduit par une augmentation significative ($F(5,10)=4,02$; $P<.05$) du nombre de passages sur la zone "Y" (tableau XII). L'existence de cette réponse d'approche montre qu'en dépit de l'aspect nécessairement plus diffus, moins focalisé du stimulus auditif, les oiseaux sont capables de repérer l'origine du son et de s'orienter vers la source sonore. Au cours des trois dernières séances, le temps passé sur cette zone demeure toutefois inférieur à celui passé sur la zone active. Comme nous l'avons fait remarquer à propos du stimulus visuel, les poussins sont capables d'apprendre une réponse locomotrice qui les oblige à s'éloigner d'un stimulus dont le caractère attractif est évident. Ces résultats montrent donc que cette procédure expérimentale permet effectivement de différencier sans ambiguïté la réponse d'éloignement de la réponse d'approche et de "consommation".

La suppression du stimulus auditif au cours de la phase suivante provoque dans un premier temps une légère diminution de la performance des oiseaux suivie rapidement d'une remontée qui amène le chiffre correspondant aux passages sur la zone active à un niveau identique à celui enregistré lors des dernières séances de l'apprentissage. Par la suite le nombre de passages sur la zone active diminue de nouveau pour cependant rester à un niveau élevé, proche de celui que nous avions exigé pour l'apprentissage (figure 24). Cette procédure est maintenue pendant 36 séances, c'est-à-dire quatre fois plus longtemps que l'acquisition, sans que le nombre de passages sur la zone active ne revienne de manière durable à son niveau de base; la réponse opérante n'est donc pas éteinte. Sur la zone "Y" également, les nombres et les durées restent élevés et, à partir de la treizième séance, dépassent d'un tiers ceux obtenus sur la zone active. L'analyse de variance confirme que les durées de séjour évoluent de manière significativement différente sur les deux zones ($F(1,2)=26,10$; $P<.05$). Contrairement à la phase précédente, les oiseaux orientent donc leur comportement vers la zone proche des haut-parleurs et y séjournent



BU LILLE

-Figure 24-

Durées des séjours sur la zone déclenchant l'audition des vocalisations des congénères et sur la zone proche des haut-parleurs.

Les durées de séjours enregistrées au cours des trois phases de cette expérience évoluent de manière sensiblement identique à celles des nombres de passages. En particulier le temps passé sur la zone active diminue lors de la phase de suppression du stimulus.

Légende identique à la figure précédente.

significativement plus longtemps ($F(1,2)=1251,98$; $P<.01$). Ceci nous a incité à entreprendre un réapprentissage en fixant cependant un critère plus exigeant. Ce choix d'arrêter cette deuxième phase avant le retour au niveau fixé a également été guidé par le souci de travailler avec des poussins d'âge inférieur à une semaine de façon à minimiser un éventuel biais lié à ce facteur.

Le réapprentissage a été réalisé en imposant un critère deux fois plus sévère que lors de l'apprentissage, c'est-à-dire en moyenne huit passages par poussin et par séance, soit pour trois séances un total de 72 passages. Dès les premières séances, le nombre des passages sur la zone active augmente légèrement et le niveau fixé est atteint au terme de la vingt-septième séance (au total chaque poussin a ainsi subi 80 séances et est âgé de six jours à la fin de l'expérience). Le temps de séjour augmente également. Sur la zone "Y" on note le phénomène inverse avec une légère diminution du nombre de passages et une diminution plus marquée du temps de séjour. Les oiseaux orientent donc trés rapidement leur comportement vers la zone active. Au cours des six dernières séances les sujets passent pratiquement deux fois plus souvent sur la zone active que sur la zone "Y", mais surtout ils y passent près de quatre fois plus de temps. Ceci tend donc à montrer que les poussins sont capables d'inhiber partiellement leur réponse d'approche vers la source sonore.

Bien que ce paramètre n'ait pas été enregistré, nous avons noté de nombreux cris de détresse au cours des trois phases de cette expérience et ce, que le stimulus auditif soit présent ou absent.

Conclusion

Les résultats de cette étude confirment que les poussins sont capables d'apprendre une réponse opérante qui leur permet d'entendre les cris enregistrés de congénères mais qui nécessite l'éloignement de la source sonore. Comme dans l'expérience précédente, on constate que lors de la phase de suppression du stimulus les poussins continuent leur recherche au niveau de la zone proche des haut-parleurs. Toutefois, l'activité des sujets ne faiblit que très peu sur la zone qui permettait précédemment l'audition des cris des congénères. En outre, les données recueillies au cours du réapprentissage montrent

que les poussins sont capables d'inhiber plus durablement leur réponse d'approche que dans le cas du stimulus visuel.

Ces deux dernières constatations posent un problème intéressant. En effet, on peut se demander pourquoi les poussins continuent de présenter des déplacements vers la zone active alors que cette activité ne déclenche plus l'audition des vocalisations des congénères. Ce comportement, différent de celui constaté lors de l'étude du stimulus visuel, semble, contrairement à ce que nous avions dit pour ce dernier, relativement inadapté écologiquement puisqu'il éloigne le poussin de la source sonore. L'inhibition de la réponse d'approche, même si elle n'est pas totale, constitue également un comportement que l'on peut qualifier d'inadapté puisqu'elle retarde ce qui devrait normalement permettre le rapprochement avec les partenaires.

Ce comportement peut peut-être s'expliquer par la moins grande directivité du stimulus auditif par rapport au stimulus visuel. En effet, même si les oiseaux se révèlent capables de repérer l'origine du stimulus auditif, celui-ci est présent partout dans la cage expérimentale. Il n'est donc pas nécessaire de quitter la zone active pour l'entendre. Au contraire, le stimulus visuel n'est visible qu'au niveau de la glace sans tain. Son caractère puissamment attractif focalise donc fortement le comportement du poussin sur celle-ci. On comprend que dans ces conditions l'inhibition de la réponse d'approche soit plus facile dans le cas du stimulus auditif. Mais une autre hypothèse peut être avancée: il est possible en effet que l'hypothèse de Skinner évoquée dans l'introduction du chapitre I soit insuffisante. De fait, Skinner n'avait, semble-t-il, envisagé que la composante visuelle comme le font d'une manière générale les auteurs qui s'intéressent au processus d'attachement social. Or il est probable que les mécanismes qui sont à l'origine de la valeur attractive des stimulus auditifs soient différents de ceux qui interviennent dans le cas du stimulus visuel. Il se pourrait en particulier que les poussins présentent la capacité d'être renforcés par l'audition des vocalisations des congénères mais que celles-ci ne possèdent pas d'emblée de valeur attractive comme cela semble être le cas avec le stimulus visuel d'empreinte. Elles pourraient en

particulier avoir un effet activateur induisant chez le poussin des réponses locomotrices non spécifiques. Ces dernières ne s'orienteraient dans la direction correcte, c'est-à-dire vers le partenaire, que secondairement. Dans ce cas, outre sa valeur renforçatrice, le stimulus auditif pourrait aussi constituer le signal qu'une réponse locomotrice orientée vers la source sonore va permettre à l'oiseau de rétablir un contact avec le partenaire.

Nous nous attacherons dans les expériences suivantes à étudier cette hypothèse.

III. LE CRI DES CONGENERES CONSTITUE-T-IL UN SIGNAL ?

Les expériences précédentes montrent que le stimulus auditif constitue un agent renforçateur. Nous avons cependant voulu tester l'éventualité que ce stimulus possède aussi, comme chez l'Inséparable, une valeur de signal. Une procédure d'évitement, semblable à celle que nous avons utilisée chez cet oiseau, nous a semblé être un bon moyen d'aborder ce problème. En effet, si les vocalisations constituent effectivement un signal, leur audition prolongée, indépendante du comportement du poussin et non accompagnée de l'apparition des congénères, devrait conduire à un évitement.

Procédure

Sept poussins âgés d'environ 24 heures au début de l'expérience sont placés chacun leur tour, trois fois par jour durant deux jours, dans la cage expérimentale. Chaque séance dure un quart d'heure. Après chacune de ces séances le sujet retrouve ses congénères dans sa cage d'élevage. Deux zones sont définies par programme sur le plancher de la cage (figure 19). L'une d'entre elles, active (zone "A") est matérialisée et colorée en noir. L'autre zone (Z) sert de contrôle. Le nombre de passages et la durée des séjours sur chacune d'elles sont enregistrés. Le passage sur la zone "A" détermine, pendant 20 secondes, l'arrêt de la diffusion des cris qui, sinon, sont présentés en permanence. Toutefois, la diffusion reprend dès que le poussin sort de cette zone. Au terme de ces vingt secondes, le poussin doit de

nouveau passer sur "A" pour arrêter le stimulus auditif. Les haut-parleurs sont placés de part et d'autre de la cage expérimentale assurant ainsi une diffusion uniforme des cris.

Résultats

Les résultats présentés dans le tableau XIII montrent que les poussins n'évitent pas l'audition des cris des congénères. En effet, en dépit d'une activité importante, les sujets fréquentent pratiquement autant les deux zones, et ni les nombres de passages sur ces deux zones ni leurs durées ne diffèrent significativement (nombres: $F(1,6)= 0.21$, NS; durées: $F(1,6)= 0.02$, NS). La seule réaction des poussins dans cette condition semble donc être une grande activité locomotrice. Il est intéressant de signaler que, contrairement à ce qui se passait dans l'expérience précédente dans laquelle l'audition, déclenchée par la réponse opérante, provoquait l'émission de cris de confort, l'audition, incontrôlée ici de ce même stimulus, provoque l'émission de nombreux cris de détresse. Ces cris et l'activation notée dans cette condition semblent traduire une recherche intense du partenaire.

Conclusion

Cette expérience montre que les vocalisations des congénères n'ont pas valeur de signal, comme c'est le cas chez l'Inséparable. La réponse d'approche correspond donc à une recherche du maintien de ce contact auditif qui apparaît véritablement comme un agent renforçateur. Dans ce cadre il est vraisemblable qu'elle dépend moins des apprentissages postnatals et, qu'au contraire, elle subit plus fortement l'influence soit de facteurs rigidement programmés par le génome soit des stimulations prénatales. Néanmoins, le fait que les poussins soient capables d'apprendre une réponse inverse de celle qu'ils effectuent normalement montre qu'il est possible qu'un mécanisme d'apprentissage joue un rôle dans le caractère attractif du gazouillis.

Discussion

La première expérience confirme la valeur renforçatrice de la vision d'un congénère. La procédure que nous avons utilisée permet de distinguer sans ambiguïté la réponse opérante de la réponse d'approche normalement observée lors de la présentation d'un stimulus qui, dans le cas présent, représente le stimulus sur lequel le processus d'attachement social a été focalisé. Il apparaît donc qu'après un modelage adéquat, les poussins sont capables d'effectuer une réponse d'éloignement lorsque celle-ci est suivie de l'apparition d'un congénère. Il est remarquable de constater que si la réponse opérante disparaît au cours de la phase d'extinction, la réponse d'approche, elle, persiste; elle s'amplifie même au cours du reconditionnement. Cette réponse d'approche vers le congénère constitue donc un comportement répondant à une trés forte motivation et difficile à contrarier.

Il est intéressant de conserver cette constatation à l'esprit lors de l'analyse des résultats de la deuxième expérience. En effet, au cours de cette expérience également, nous avons enregistré un comportement de recherche orienté vers la source sonore. Ce comportement d'approche peut cependant être plus facilement inhibé que dans le cas du stimulus visuel puisque les poussins, au cours de la phase d'apprentissage mais surtout au cours du réapprentissage, passent plus de temps sur la zone active que sur la zone "Y", proche des haut-parleurs. Les oiseaux recherchent donc l'audition des cris de congénères qui, le chapitre I l'a montré, constituent un agent renforçateur, mais cette audition semble déclencher les réponses d'approche de manière moins rigide. Le fait que, dans la troisième expérience, les poussins n'évitent pas l'audition des cris des congénères montre que ceux-ci ne peuvent pas être considérés comme étant essentiellement des signaux conditionnés (selon l'interprétation que nous avons proposée pour le cri de contact de l'Inséparable) et confirme indirectement la valeur renforçatrice des vocalisations.

Le fait que l'audition des cris des congénères possède une valeur appétitive pose un problème. En effet, cela semble indiquer que le processus qui confère une signification aux cris des poussins est

différent de celui que nous avons envisagé pour les Inséparables chez qui le cri apparaît comme un signal annonçant un agent renforçateur (sa valeur réactogène étant due, au moins en partie, à l'association répétitive avec cet agent renforçateur). Pourtant Guyomarc'h (1974b), Evans (1972, 1975, 1980) et Evans et Mattson (1972) ont montré que certains cris maternels n'acquièrent leur valeur attractive que progressivement grâce, semble-t-il à un processus d'apprentissage associatif. Il faut rappeler ici qu'il existe probablement plusieurs processus impliqués dans l'évolution ontogenétique de la signification des vocalisations. En particulier, on peut admettre que, dans le cas du poussin, la valeur attractive primaire de certains cris puisse être déterminée par le génome. Ceci expliquerait la valeur renforçatrice des vocalisations chez cet oiseau. Mais on peut aussi penser que l'audition des vocalisations a pour conséquence première d'activer le poussin et donc de provoquer des réponses locomotrices. Celles-ci pourraient, dans un premier temps, ne pas être systématiquement dirigées vers la source sonore, le déplacement dans la bonne direction résultant secondairement d'un mécanisme d'apprentissage. Ce sera le but de certaines des expériences décrites ci-après que de tester la capacité des poussins d'associer les vocalisations des congénères à des modifications de leur environnement postnatal ou embryonnaire.

CHAPITRE III

ETUDE DU GAZOUILLIS ET DE SON INTERACTION AVEC L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL

Les expériences décrites ci-dessous ont pour but de vérifier que les résultats précédents sont liés au caractére spécifique des stimulations et non pas à un effet plus diffus de celles-ci. Nous comparerons donc, dans des situations analogues, d'une part, l'effet de la présentation de l'image de l'oiseau dans un miroir à l'effet d'une variation de luminosité et, d'autre part, l'effet de l'audition des vocalisations des congénères à l'effet de l'audition d'un son pur. Les expériences précédentes ont mis en évidence la difficulté et la longueur de là procédure qui permet de bien différencier la réponse opérante de la réponse consommatoire. Ceci implique en effet, dans les situations expérimentales que nous avons utilisées, que le poussin effectue deux réponses motrices différentes ou plus exactement différemment orientées: la premiére lui permettant d'effectuer la réponse opérante (passer sur une zone hachurée) et la deuxième d'accéder au renforcement. La difficulté de cet apprentissage s'explique dans la mesure où celui-ci contrarie la tendance spontanée du poussin: dans les conditions expérimentales que nous avons imposées, celui-ci doit en effet s'éloigner du stimulus qui, normalement, provoque son approche. Cette difficulté rend nécessaire un modelage long qui vient compliquer inutilement l'expérience dans la mesure où celle-ci n'est pas directement destinée à démontrer la valeur appétitive d'un stimulus. Dans cette série de dix-huit expériences, plus précisément destinées à faire une étude comparée de stimulus spécifiques ou artificiels, nous avons donc choisi de limiter au maximum ces contraintes et nous avons décidé d'utiliser une procédure plus simple. En effet, dans le cas d'expériences destinées à comparer des stimulus, il était difficilement concevable d'effectuer un modelàge pour chacun des stimulus utilisés car le temps nécessaire

à ces modelages aurait interdit l'utilisation de poussins aux stades les plus précoces. Les poussins ont donc été placés dans des situations moins complexes et dans lesquelles l'accès à l'agent renforçateur ne nécessite plus une réponse d'éloignement.

Afin de détecter d'éventuels effets précoces ou, au contraire, différés de facteurs génétiques ou d'environnement nous avons utilisé des poussins de deux âges: 1) à la sortie de l'incubateur (1-2 jours) et 2) à l'âge d'une semaine (6-7 jours). Cet âge d'une semaine correspond à l'âge des poussins lors des phases ultimes des apprentissages décrits au chapitre précédent.

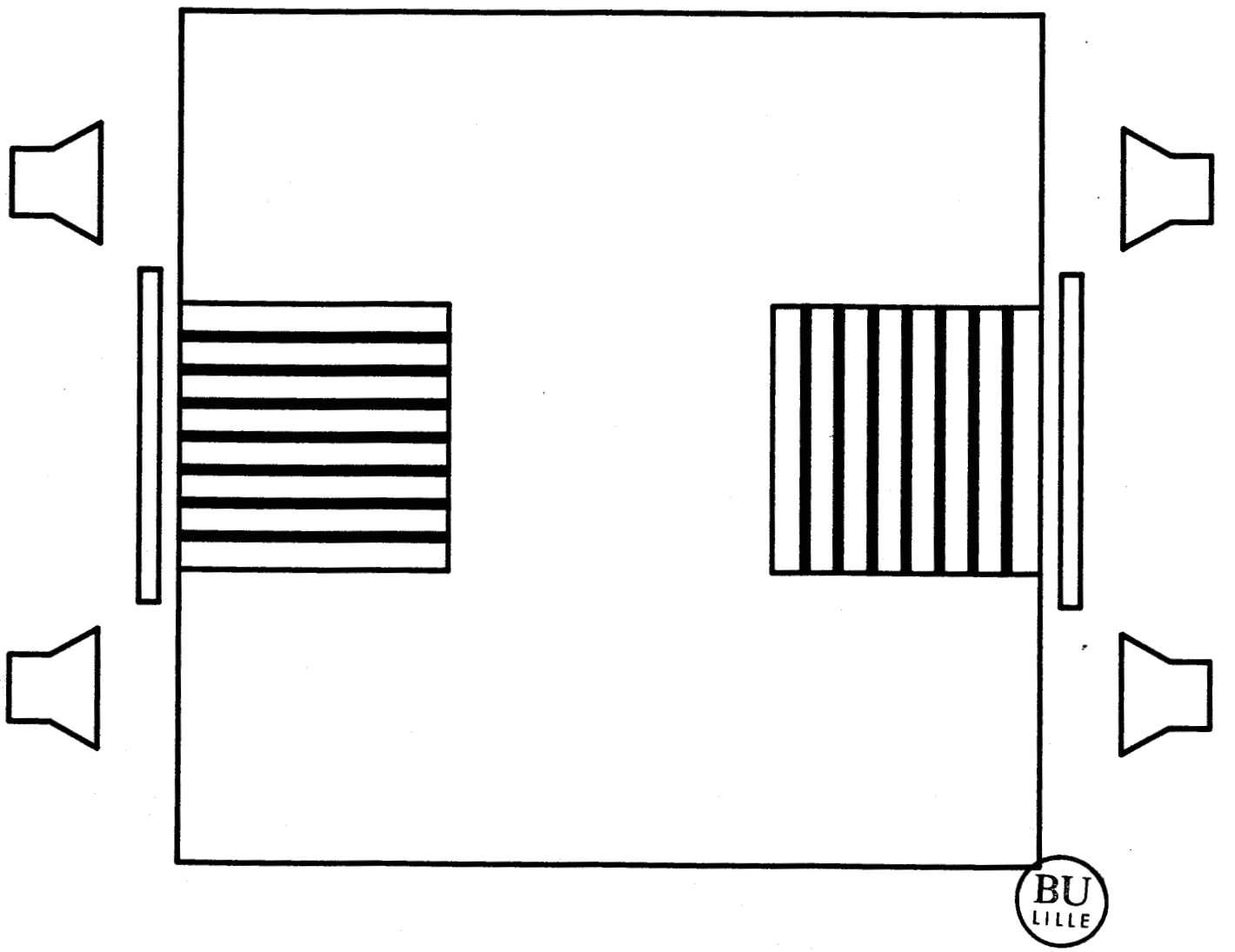
I. ETUDE DES STIMULUS VISUELS

Nous avons montré précédemment que la vision de sa propre image dans un miroir constitue un agent renforçateur pour un poussin placé dans une situation de conditionnement opérant. Dans cette première série d'expériences nous avons voulu vérifier que les résultats enregistrés précédemment étaient bien spécifiques et reflétaient effectivement une forte valeur appétitive des stimulus fournis par l'image dans le miroir et non pas simplement un effet lié aux variations de luminosité, inévitables au niveau même de la glace sans tain, lors de l'apparition ou de la disparition de l'image.

Procédure

Les deux types de stimulus utilisés dans cette série expérimentale: l'image de l'oiseau dans un miroir (V) et la variation de luminosité (L) ont été décrits dans le chapitre "Appareillage et Techniques".

Avant la première séance, les poussins sont marqués sur la tête à l'aide d'un feutre de couleur. Les sujets sont ensuite placés individuellement dans la cage expérimentale (figure 25), trois fois par jour durant deux jours. Chaque poussin est donc utilisé à trois moments différents de la journée. Ceci a pour effet de diminuer les problèmes liés au rythme journalier d'activité. Chaque séance dure quinze minutes (900 s) au terme desquelles le poussin est remis dans



-Figure 25-

Schéma de la cage expérimentale.

Au cours des dix-huit expériences de ce chapitre la configuration de la cage n'a pas été modifiée. Deux zones, situées sur des côtés opposés de la cage, sont définies par programme et matérialisées par des hachures verticales ou horizontales sur le plancher de la cage. Selon les cas, c'est le passage sur une seule de ces zones ou sur les deux, qui déclenche l'apparition des stimulus auditifs ou visuels.

BU LILLE

sa cage d'élevage. Selon les conditions, une ou deux zones "actives" sont programmées et déclenchent l'apparition du ou des stimulus. Toutefois ces zones qu'elles soient "actives" ou non sont toujours matérialisées sur le plancher de la cage sous la forme de rectangles hachurés (les hachures, noires et blanches, de l'une des zones sont disposées perpendiculairement par rapport à celles de l'autre zone). Les côtés de ces rectangles correspondent respectivement à 10 et 12 centimètres et définissent un espace suffisant pour que le poussin puisse y séjourner. Afin de compenser une éventuelle préférence des poussins pour l'un ou l'autre côté de la cage, le groupe de sujets est divisé en deux et la zone active programmée de l'un ou l'autre côté. Nous avons enregistré deux paramètres: d'une part le nombre de passages et d'autre part le temps passé sur chacune des zones.

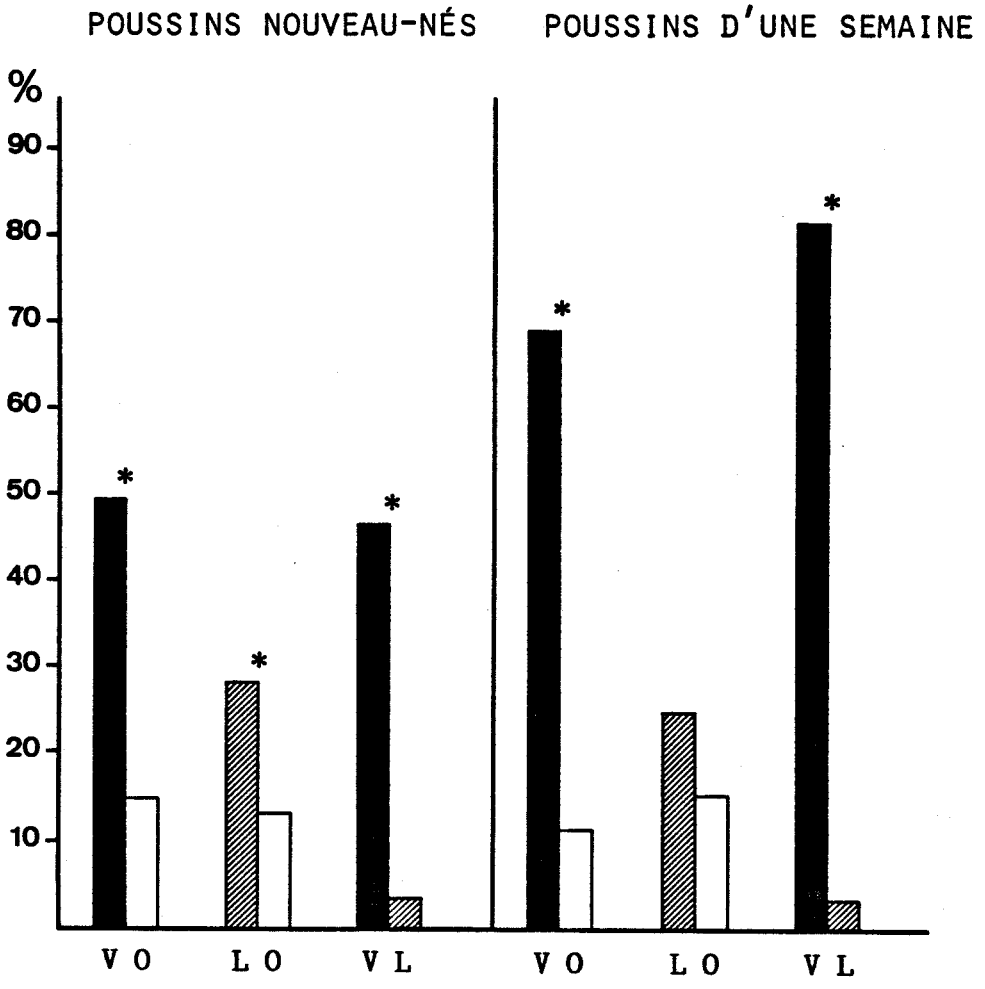
Une seule zone a été définie comme active dans les expériences 1a et 1b, l'autre zone servant de contrôle (0). Le fait de passer sur la zone active déclenche soit l'apparition du stimulus visuel "V" (expérience 1a; nombre de sujets: nouveau-nés: 7; poussins d'une semaine: 7) soit l'apparition de "L" (expérience 1b; nombre de sujets: nouveau-nés: 10; poussins d'une semaine: 10). L'efficacité de ces deux stimulus a été comparée dans l'expérience 1c dans laquelle les deux zones sont "actives": l'une déclenche l'apparition de "V" et l'autre celle de "L" (nouveau-nés: 10; poussins d'une semaine: 8).

Résultats

1. Expérience 1a: Etude du Stimulus Visuel "V"

A) Poussins nouveau-nés

La figure 26 montre que les sujets passent 41,3% du temps total sur la zone qui leur permet d'obtenir la vision de leur image dans le miroir. La différence entre les temps passés sur cette zone et sur la zone "neutre" est significative (Tableaux XIV et XV). De la même façon les nombres de passages diffèrent significativement sur les deux zones (Tableaux XVI et XVII). Les tableaux XIV, XV, XVI et XVII reprennent l'ensemble des résultats des trois séries d'expériences de ce chapitre afin d'en donner une vue d'ensemble. Par souci de



-Figure 26-

Valeur renforçatrice des stimulus visuels.

V = vision de l'image du poussin dans un miroir
L = modification de la luminosité derrière une glace dépolie
O = aucun stimulus

"V" constitue un stimulus très appétitif. La comparaison avec "L" montre que cette valeur n'est pas liée à une variation de luminosité mais plus probablement à la perception de stimulus spécifiques fournis par l'image de l'oiseau.

BU LILLE

simplification, il n'y sera pas systématiquement fait allusion à chaque étape de ce travail.

B) Poussins d'une semaine

La différence constatée chez les nouveau-nés s'observe également ici et de nouveau les poussins passent significativement plus de temps (69,4%) et plus souvent sur la zone "V".

2. Expérience 1b: Etude du Stimulus Lumineux "L"

A) Poussins nouveau-nés

Le stimulus lumineux constitué par une variation de l'intensité lumineuse a une influence faible mais significative sur le comportement des poussins de cet âge. Ceci se traduit à la fois par un nombre de passages plus élevé sur la zone "L" et par un temps de séjour plus long.

B) Poussins d'une semaine

Les tendances notées ci-dessus s'observent également dans ce groupe mais les différences ne sont pas significatives.

3. Expérience 1c: Comparaison de "V" et de "L"

Les résultats de l'expérience précédente mettent en évidence, au moins chez lez jeunes poussins, un effet de la stimulation non spécifique. Ceci nous a incité à placer de nouveaux sujets dans une situation où il leur est possible de choisir entre leur image dans le miroir et la variation de luminosité.

A) Poussins nouveau-nés:

La figure 26 montre que le temps passé sur la zone "V" est nettement supérieur à celui passé sur la zone "L". Le nombre de passages révèle également une orientation significative du comportement vers cette même zone.

B) Poussins d'une semaine

Ici également les sujets effectuent plus de passages et séjournent plus longuement sur la zone "V".

Conclusion

Cette série expérimentale confirme la valeur renforçatrice de

l'image de l'oiseau dans un miroir. Elle montre en outre que cette valeur n'est pas simplement liée à un changement de luminosité mais bien à un effet spécifique des stimulus visuels constitués par la vue d'un congénère.

II. ETUDE DES STIMULUS AUDITIFS

Les résultats des expériences des chapitres I et II mettent en évidence la valeur appétitive du stimulus auditif. Nous avons cependant fait l'hypothése que le comportement observé dans ces expériences résulte au moins en partie d'une activation générale. Cette deuxième série d'expériences a donc été réalisée pour tenter de déterminer la part de ce qui peut être spécifique dans la réponse du poussin à l'audition des cris et de ce qui représente un simple effet activateur.

Procédure

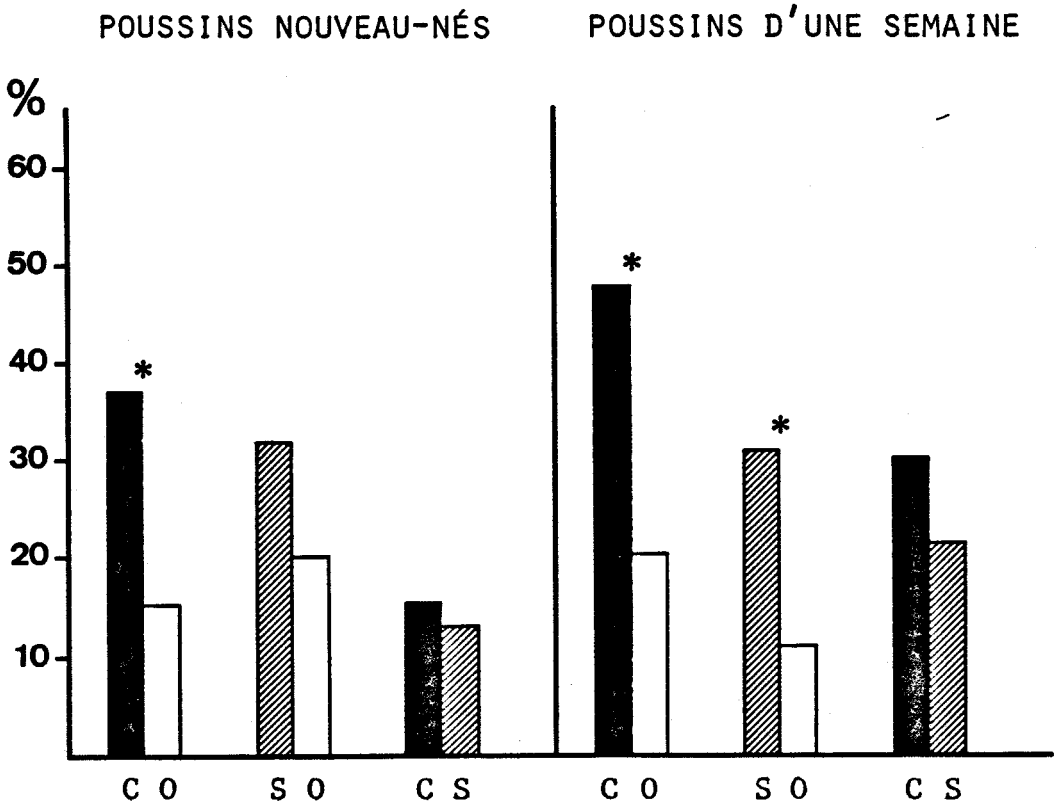
Le dispositif expérimental et la procédure sont identiques à ceux utilisés dans la série précédente. Il y a donc cette fois encore une seule zone active dans les expériences 2a et 2b. Le fait de passer sur cette zone déclenche soit l'audition de l'enregistrement des cris des congénères "C" (expérience 2a; poussins nouveau-nés: 6; poussins d'une semaine: 10) soit l'audition d'un stimulus sonore artificiel "S" (expérience 2b; N=11 et 10). L'efficacité de ces deux stimulus a été comparée dans une troisième expérience (expérience 2c; N=10 et 10).

Résultats

1. Expérience 2a: Etude du Gazouillis

A) Poussins nouveau-nés

Le temps passé sur la zone active "C" est significativement plus élevé que sur la zone neutre "0". Ce temps est comparable à celui que nous avons enregistré dans le cas de "V". Par contre l'activité, également orientée vers "C" est environ trois fois supérieure à celle



-Figure 27-

Valeur renforçatrice des stimulus auditifs.

C = audition des cris des congénères au repos
S = audition d'un son pur
O = aucun stimulus

On remarque que les sujets n'effectuent pas de choix entre ces deux stimulus auditifs.

BU LILLE

que nous avions notée dans le cas du stimulus visuel (figure 27 et tableaux XIV, XV, XVI et XVII).

B) Poussins d'une semaine

L'activité et le temps de séjour sont également orientés vers "C" mais les valeurs enregistrées sont nettement moins élevées que dans l'expérience 1a. Le gazouillis apparaît donc effectivement comme un agent renforçateur mais son effet semble moins marqué chez les poussins plus âgés.

2. Expérience 2b: Etude d'un Stimulus Sonore Artificiel

A) Poussins nouveau-nés

Le nombre de passages est significativement orienté vers la zone active "S". En revanche, bien que les poussins séjournent un peu plus longuement sur cette zone, cette tendance n'atteint pas le seuil de signification de .05 (t de Student).

B) Poussins d'une semaine

On note ici des résultats inverses de ceux notés pour les poussins plus jeunes. En effet les sujets de ce groupe passent signicativement deux fois plus de temps sur la zone active: cette tendance est significative. Inversement le nombre de passages ne diffère pas significativement sur l'une ou l'autre zone.

Il apparaît donc que sur un des critères au moins, les deux groupes montrent un comportement orienté vers la zone "S". Ceci nous a incité à comparer les deux stimulus "C" et "S".

3. Expérience 2c: Comparaison des Valeurs Respectives de "C" et de "S"

Les poussins des deux groupes n'effectuent pas de choix entre ces deux stimulus. En effet, contrairement à notre attente, ni le nombre de passages, ni la durée des passages sur les zones actives "C" ou "S" ne diffèrent significativement.

Conclusion

L'expérience 2a confirme la valeur appétitive du stimulus naturel et son effet activateur qui semble cependant moins marqué pour les poussins d'une semaine. Le résultat le plus inattendu réside sans

doute dans le fait que l'audition d'un son pur de 1000 Hz, choisi pour ne posséder aucune des caractéristiques des vocalisations de l'espèce, provoque également une orientation du comportement vers la zone active et que les poussins des deux âges, en dépit d'une faible tendance à passer plus de temps sur la zone "C", se révèlent incapables d'effectuer un choix significatif entre ces deux stimulus. Ceci pose donc le problème de la valeur réelle du gazouillis dans les interactions sociales du poussin.

III. ETUDE DE L'ASSOCIATION DU STIMULUS AUDITIF ET DU STIMULUS VISUEL

Cette troisième série expérimentale a été réalisée dans le but de tester l'influence de la présentation simultanée des stimulus auditifs et des stimulus visuels sur le comportement des poussins. Deux associations différentes ont donc été réalisées: "V + C" (vision + cris) et "V + S" (vision + son pur) et, soit comparées au stimulus "V" présenté seul, soit comparées entre elles.

Procédure

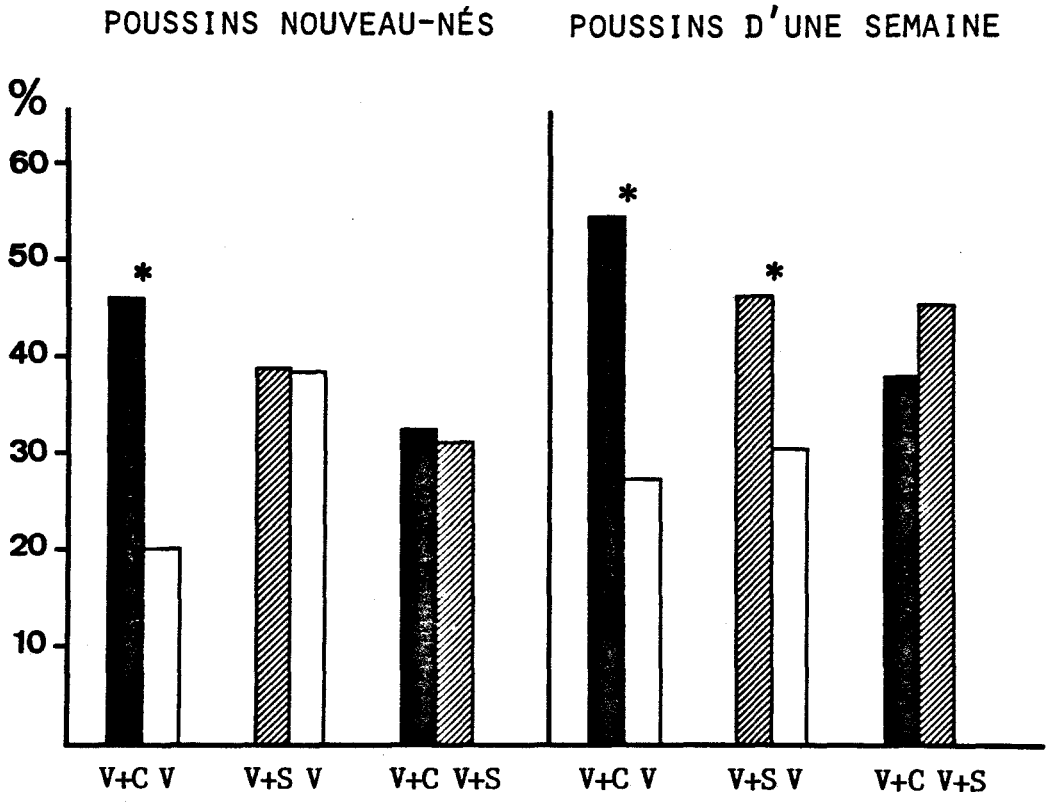
Pour comparer ces différents stimulus, nous avons donc programmé deux zones actives dans cette série. Le fait de passer sur la première de ces zones déclenche l'apparition de "V + C" dans l'expérience 3a (poussins nouveau-nés: 9; poussins d'une semaine: 7) et de "V + S" dans l'expérience 3b (N=9 et 9). Le passage sur l'autre zone déclenche dans les deux cas l'apparition du seul stimulus visuel "V". L'expérience 3c (N=11 et 11) a été réalisée dans le but de comparer les deux stimulus complexes "V + C" et "V + S". Le passage sur la première zone déclenche donc l'apparition de "V + C" alors que le passage sur la deuxième déclenche l'apparition de "V + S".

Résultats

1.Expérience 3a: Comparaison de "V + C" et de "V"

A) Poussins nouveau-nés

Les sujets de ce groupe effectuent un choix net entre ces deux



-Figure 28-

Comparaison de l'effet de la présentation d'un stimulus visuel et d'un stimulus visuel accompagné de l'audition des cris des congénères.

V = vision de l'image du poussin dans un miroir
V + C = présentation de l'association: image plus cris des congénères
V + S = présentation de l'association: image plus son pur

La présentation simultanée du stimulus visuel et du stimulus auditif spécifique ou artificiel constitue un agent renforçateur plus puissant que le seul stimulus visuel. Les poussins n'effectuent cependant pas de choix entre ces deux stimulus complexes.

stimulus et les nombres de passages ainsi que leurs durées sont significativement supérieurs sur la zone qui permet d'obtenir à la fois l'image dans le miroir et l'audition du gazouillis (figure 28 et tableaux XIV, XV, XVI et XVII).

B) Poussins d'une semaine

Comme les poussins nouveau-nés, les sujets de cette expérience choisissent de manière significative la zone qui leur permet d'obtenir le stimulus complexe, toutefois les durées et le nombre de passages augmentent sur les deux zones.

L'audition du gazouillis permet donc aux poussins d'effectuer une discrimination entre ces deux types de stimulus et oriente leur comportement vers la zone qui permet d'obtenir "V + C".

2. Expérience 3b: Comparaison de "V + S" et de "V".

A) Poussins nouveau-nés

En dépit d'une faible tendance à passer plus souvent sur la zone "V + S", les sujets de ce groupe n'effectuent pas de choix systématique entre les deux stimulus présentés et aucune des différences n'est significative.

B) Poussins d'une semaine

Contrairement aux précédents et bien que les nombres de passages soient pratiquement identiques sur les deux zones, les poussins plus âgés séjournent significativement plus longtemps sur la zone "V + S". Ce résultat nous a incité à placer d'autres poussins dans une situation leur permettant de choisir entre les deux stimulus complexes.

3. Expérience 3c: Comparaison de "V + C" et de "V + S"

Les poussins des deux groupes n'effectuent pas de choix significatif entre ces deux stimulus.

Conclusion

La présentation de l'association "V + C" constitue un stimulus plus appétitif que "V" seul. Ceci n'est pas surprenant dans la mesure où cette association constitue un "ensemble" plus proche des stimulus perçus dans les conditions naturelles. En revanche on peut s'étonner

que, dans l'expérience 3b, l'audition de "S" n'ait qu'un effet extrêmement limité sur le comportement des poussins. La présence du stimulus visuel, fortement appétitif, semble donc effacer partiellement l'effet mis en évidence par l'expérience 2b. Dans ce cadre, les résultats obtenus dans la troisième expérience posent un problème. Plutôt qu'à rechercher une explication à l'action de "S" qui semble ne refléter qu'une activation non spécifique, l'ensemble de ces données, et en particulier la cohérence entre les résultats des expériences 2c et 3c, incitent donc à se poser à nouveau le problème de la réelle valeur du gazouillis dans les interactions sociales entre jeunes.

IV. DISCUSSION

Cette série expérimentale confirme que le fait de voir son image dans un miroir, stimulus que nous avons assimilé à la vision d'un partenaire, constitue un agent renforçateur puissant. On retrouve donc ici, avec un jeune nidifuge, ce que nous avions montré chez l'Inséparable adulte et ce que Thompson (1964) avait montré chez le coq adulte. En dépit du choix très marqué qu'effectue le poussin envers ce stimulus, il ne reste cependant pas indifférent à une variation de luminosité et l'on observe, au moins chez les plus jeunes poussins, une orientation significative du comportement vers la zone qui permet d'obtenir ce stimulus. Ce résultat va dans le même sens que ceux de Meyer (1968a) qui avait montré qu'une augmentation de luminosité constitue effectivement un agent renforçateur pour le poussin. Selon Meyer (1968b) et Meyer et Auguston (1969) cette variation de luminosité provoque un éveil ou une activation de l'organisme. Meyer et Lipman (1975) ont montré que cette activation est plus élevée chez les poussins les plus jeunes. Une variation de luminosité possède donc une faible valeur appétitive. Toutefois, celle-ci ne suffit pas à expliquer le comportement des poussins face à leur image et l'expérience 1c fait clairement apparaître que l'effet du stimulus "V" est lié à la présence de stimulus spécifiques.

Les resultats concernant les stimulus auditifs sont plus

difficiles à interpréter. En effet, l'audition du gazouillis constitue un agent renforçateur positif mais les poussins n'effectuent pas de choix significatif entre le gazouillis et un son pur, que ces stimulus soient présentés seuls ou en association avec "V". Dans ce dernier cas, les résultats de la troisième expérience montrent que l'association "V + C" constitue un stimulus plus appétitif ou plus attractif que "V" seul. Ceci va dans le même sens que ce que nous avions observé avec l'Inséparable adulte. Ces résultats sont également cohérents avec ce que l'on sait chez plusieurs espèces de nidifuges chez qui la présentation simultanée d'un stimulus auditif et d'un stimulus visuel est plus efficace pour déclencher la réponse motrice d'approche que la seule présentation du stimulus visuel (voir par exemple Brown, 1977; Evans, 1974; Ewing, Ewing et Vanderweele, 1975). Cet effet de la stimulation auditive a été interprété par Brown (1975, 1977) comme le résultat d'une élévation du niveau de vigilance. Ce type d'interprétation pourrait aussi s'appliquer à nos résultats; il faut toutefois remarquer que l'effet du cri est plus marqué que celui du son pur et se manifeste aussi bien chez les poussins nouveau-nés que chez les poussins d'une semaine. L'importance de l'effet activateur semble donc partiellement liée à la présence de certains éléments spécifiques. Toutefois, les résultats des expériences 2c et 3c attirent l'attention sur l'absence de choix dans les situations où ces deux stimulus sont présentés de façon concurrentielle. Contrairement à ce que l'on pouvait attendre, l'effet de l'audition du gazouillis pourrait donc ne pas aller au-delà d'une simple activation. Dans ces conditions, on peut se demander si ce cri est d'une grande importance dans les interactions entre poussins. Il faut remarquer que ce type de vocalisation est largement répandu chez les jeunes de nombreuses espèces de gallinacés. Ce fait a incité Guyomarc'h (1974) a considérer ces vocalisations comme des cris de contact. Cependant Vidal (1976) fait remarquer que ces vocalisations sont émises dans des situations qui sont opposées à celles qui provoquent l'émission de cris de détresse. Ces situations correspondent, bien sûr, au moment où un poussin isolé rejoint ses partenaires mais aussi au début ou au cours des activités d'exploration ou de recherche de nourriture. Toutes ces activités impliquent un certain degré de "confort" mais pas

nécessairement une interaction avec les autres jeunes. Inversement, ces activités se manifestent principalement en présence de la mère (ou de l'objet d'empreinte). Il se pourrait donc que la présence de celle-ci soit nécessaire ou en facilite l'émission. Quoiqu'il en soit, ceci tend à réduire le rôle des interactions entre jeunes et à privilégier au contraire les interactions avec la mère.

Il est intéressant de remarquer ici que les poussins utilisés dans ces expériences étaient élevés en groupe et avaient donc l'occasion de réaliser de nombreuses interactions sociales. De ce fait il leur a été permis de réaliser un grand nombre de fois l'association "audition - vision du partenaire". En dépit de ceci, les poussins que nous avons utilisés, même les plus âgés, se sont révélés incapables d'effectuer un choix entre le stimulus "naturel" et le stimulus artificiel. Or on sait que Guyomarc'h (1972, 1974b) avait émis l'hypothèse que le cri d'offrande alimentaire maternel, neutre à l'origine, pourrait acquérir sa valeur attractive par le biais d'un processus d'apprentissage (association de ce cri avec un signal gestuel et avec le renforcement apporté par l'ingestion de nourriture). Cette hypothèse a reçu un début de confirmation avec les expériences d'Eiserer 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. En outre, les résultats obtenus avec les Inséparables montrent que l'effet de l'audition d'un stimulus auditif artificiel peut être profondément modifié par l'association répétitive avec un stimulus visuel assimilé à la vision d'un partenaire. Pourtant, dans cette série expérimentale, les poussins ne manifestent pas de préférence pour ces vocalisations qui font partie de leur répertoire et dont les caractéristiques physiques sont parfaitement normales. Le gazouillis semble donc n'intervenir que très peu dans les interactions entre jeunes. Ceci peut paraître étonnant quand on connaît l'importance du groupe pour la survie des jeunes nidifuges mais il faut remarquer que, d'une manière générale, ceux-ci ignorent aussi les cris de détresse émis par un jeune isolé, cris qui en revanche déclenchent les réactions de la mère. Gaioni (1982), Gaioni et Platte (1982) et Gaioni, Applebaum et Goldsmith (1983) ont

cependant mis en évidence un curieux phénomène d'alternance chez le caneton. En effet, lorsque deux canetons sont retirés de leur groupe et isolés, ils ont tendance à faire alterner leurs cris de détresse. Gaioni et Evans (1985) ont montré que la modulation de fréquence de ces cris ainsi que leur variabilié jouent un rôle important dans ce phénomène. Cette alternance dans l'émission des cris de détresse a été interprétée comme la preuve d'une coopération destinée à augmenter les chances d'être détecté par la mère. Cependant Lamprecht (1985) constate que ce phénomène n'a jamais été observé dans la nature, même chez les canards (Gaioni et Platte, 1982). En outre, les expériences de Lamprecht (1985) montrent que de jeunes oies (Anser indicus) placées dans ces conditions particulières d'isolement alternent significativement plus souvent leurs vocalisations avec un son artificiel de basse fréquence qu'avec d'autres sons et, en particulier, avec le cri de détresse juvénile. Ceci a amené Lamprecht à se demander si cette alternance n'est pas, en fait, un artéfact. L'existence d'interactions vocales importantes entre jeunes nidifuges reste donc à démontrer.

CHAPITRE IV

LA FAMILIARISATION AVEC LE CRI CONSTITUE-T-ELLE UN ELEMENT IMPORTANT DANS LE DETERMINISME DU COMPORTEMENT DU POUSSIN ?

Les expériences précédentes posent le problème du rôle du gazouillis chez le poussin nouveau-né. Celui-ci ne semble intervenir que très peu ou même pas du tout dans les interactions entre jeunes. Pourtant les cris des congénères possèdent une valeur appétitive (chapitre I). En outre, leur présentation simultanée avec l'agent renforçateur visuel permet aux poussins d'effectuer un choix entre ce stimulus complexe et le seul stimulus visuel (chapitre III). Chez l'Inséparable adulte nous avions également observé cette préférence pour le stimulus complexe par rapport au stimulus visuel présenté seul. Chez cette espèce cependant, les vocalisations, et particulièrement le cri de contact, ne constituent pas des agents renforçateurs et sont même évitées dans une procédure de conditionnement opérant. Cet évitement avait été interprété comme le résultat d'une frustration due à la non apparition du "congénère". Ceci nous avait incité à envisager l'intervention d'un processus de conditionnement pour expliquer la valeur attractive du cri de contact ou, plus précisément la modulation, en fonction de l'identité de l'émetteur, de la réponse motrice provoquée par ce cri.

Chez le poussin, le fait que les vocalisations constituent un agent renforçateur semble indiquer que le développement de leur valeur attractive résulte d'un autre mécanisme. Ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, les vocalisations juvéniles pourraient provoquer une activation générale qui se traduit, à l'âge où nous observons les poussins, par des réactions locomotrices vers la source sonore. Pourtant, même si ces observations n'ont pu être quantifiées, nous avons fréquemment remarqué que l'émission des cris de détresse cesse lors de l'apparition de l'image du sujet dans le miroir alors que dans le même temps apparaissent des cris de confort. La présence de cette

image constitue donc un élément rassurant dans un environnement inhabituel et les poussins n'y sont pas indifférents. Il n'est donc pas exclu que les poussins associent les vocalisations, en particulier le gazouillis, avec cet élément rassurant qu'est le congénère. Dans ce cadre, il est possible que, par le biais d'un conditionnement, les vocalisations acquièrent une signification particulière et permettent, par exemple, la reconnaissance individuelle. C'est ce que nous avons voulu soumettre à l'expérimentation ci-dessous. Nous avons donc dans un premier temps testé les capacités des poussins à identifier certains partenaires, grâce à leurs seules vocalisations. Puis, dans un deuxième temps et par la répétition d'une présentation séquentielle, nous avons tenté de réaliser une association entre un stimulus auditif inconnu et l'agent renforçateur visuel, ceci dans le but de voir si cette association, répétitive, confère une valeur de signal à ce stimulus auditif.

EXPERIENCE I: LE CRI D'UN CONGENERE FAMILIER EST-IL RECONNU ET PREFERE A CELUI D'UN CONGENERE INCONNU ?

Cette expérience a été réalisée dans le but de mettre en évidence l'éventuelle identification d'un partenaire précis par son cri. Le fait que le gazouillis semble avoir un rôle très réduit dans les relations entre jeunes n'exclut pas, a priori, la possibilité de cette identification. On sait en effet qu'il est important pour un jeune nidifuge isolé de rejoindre ses congénères avec lesquels il forme un groupe bien soudé (Lamprecht, 1985). Le fait de rejoindre un adulte étranger comporte d'ailleurs des risques, comme cela a été mis en évidence chez plusieurs espèces (Evans, 1979; Parsons, 1971: cité par Evans, 1979; Schindler, 1983: cité par Lamprecht, 1985). Les cris de la mère constituent évidemment un élément essentiel dans l'orientation des jeunes et ceux-ci sont capables de discriminer entre les cris de plusieurs adultes (Evans, 1972; Cowan, 1973; Cowan, 1974; Cowan et Evans, 1974). On peut cependant penser qu'outre les cris de la mère, les cris des congénères participent aussi à cette identification du groupe familial. C'est cette hypothèse que nous avons voulu tester

ici. L'existence d'une telle identification, grâce uniquement à l'audition des cris, prouverait la possibilité de moduler la signification de certaines vocalisations.

Procédure

La cage expérimentale est la même que précédemment. La position et la configuration des zones actives et des zones de contrôle est précisée dans la figure 19 (la seule différence avec les expériences précédentes réside dans le fait que les deux zones sont actives et matérialisées sur le plancher de la cage). Dix poussins ont été utilisés dans cette expérience. Arrivés au laboratoire à l'âge d'un jour, ils ont été laissés en groupe durant une journée puis ils ont été placés deux par deux dans des cages séparées jusqu'à l'âge de sept jours, âge auquel ils ont été utilisés. Cinq poussins (un par couple) ont servi de "donneurs" et leurs vocalisations ont donc été enregistrées sur une bande magnétique montée en boucle fermée (durée totale de l'enregistrement: 90 secondes). Sur l'autre piste de cette bande magnétique ont été enregistrés les cris d'un groupe de poussins inconnus des sujets. Les cinq autres poussins ont servi de sujets et ont été placés dans une situation expérimentale leur permettant par le passage et le séjour sur l'une ou l'autre des deux zones actives de déclencher soit l'audition des cris de congénères inconnus (zone A) soit l'audition du partenaire familier (zone B). Les expériences décrites au chapitre II nous ont servi de référence pour déterminer le nombre et la durée des séances expérimentales. Les cinq sujets subissent donc six séances expérimentales d'un quart d'heure , réparties sur deux jours, au cours desquelles ils sont placés individuellement dans la cage expérimentale. En outre, les poussins sont utilisés à différents moments de la journée afin de minimiser les difficultés liées aux variations d'activité au cours du cycle nycthéméral. Aprés le passage de chaque sujet, la bande magnétique utilisée est remplacée par celle qui correspond au sujet suivant. Les haut-parleurs qui diffusent les cris sont placés en face des zones actives, elles-mêmes situées au niveau de deux murs opposés. La durée de présentation des deux stimulus auditifs est limitée à 20 secondes après chaque passage, que le poussin séjourne ou non sur la zone

active concernée. Le stimulus diffusé s'arrête cependant dès l'entrée sur la zone active opposée et est alors immédiatement remplacé par l'autre.

Résultats

Les résultats de cette expérience sont résumés dans le tableau XVIII. En dépit d'une tendance à séjourner un peu plus longuement sur la zone qui permet l'audition des cris inconnus durant les premières séances, les sujets ne manifestent aucun choix pour l'une ou l'autre stimulation ($F(1,4)=0.30$, NS). Les nombres de passages en particulier sont pratiquement identiques sur les deux zones actives ($F(1,4)=0.04$).

EXPERIENCE II: LES CRIS D'UN GROUPE DE CONGENERES FAMILIERS SONT-ILS IDENTIFIES ET PREFERES A CEUX D'UN GROUPE DE POUSSINS INCONNUS ?

L'absence de choix dans l'expérience précédente nous a amené à revoir la procédure. En effet dans cette expérience nous avons comparé la réaction du sujet, d'une part à la diffusion de cris provenant d'un groupe de poussins inconnus et, d'autre part à la diffusion des cris du partenaire connu. Cette procédure nous avait été imposée par le fait qu'il est très difficile d'obtenir, d'un poussin isolé, l'émission d'un gazouillis de manière suffisamment durable pour effectuer un enregistrement correct. Nous avons donc été amené, pour le partenaire connu, à accepter dans l'enregistrement la présence d'un certain nombre de cris de détresse en faisant l'hypothèse que ceux-ci peuvent aussi participer à la reconnaissance individuelle. En revanche nous avons voulu les limiter au maximum dans l'enregistrement des oiseaux inconnus et c'est pour cette raison que nous avons préféré enregistrer un groupe de poussins au repos sachant que ceux-ci, dans cette condition, émettent essentiellement des cris de confort. Cette façon de faire présente cependant deux inconvénients. D'une part, les cris à caractère négatif émis par le partenaire peuvent interférer avec les résultats et d'autre part, la "quantité de stimulation" reçue par le sujet n'est probablement pas la même lorsqu'il entend les cris

émis par un groupe de poussins que lorsqu'il entend les cris de son seul partenaire. Cette expérience a donc été reprise avec pour objectif, cette fois, de comparer les réactions du poussin à l'audition, soit des cris d'un groupe de poussins inconnus, soit des cris du groupe avec lequel il a été élevé. Hormis cette différence, la procédure est en tous points semblable à celle de l'expérience précédente.

Résultats

Les résultats présentés dans le tableau XVIII montrent que les poussins choisissent la zone qui permet l'audition des cris des partenaires du groupe. Ceci se traduit à la fois par un nombre de passages et une durée de séjour plus élevés sur cette zone (nombres: $F(1,9)=6.79$, $P<.05$; durées: $F(1,9)=6.92$, $P<.05$). Contrairement à ce qui se passait dans l'expérience précédente, les poussins sont donc capables d'effectuer un choix entre ces deux types de cris. Il est intéressant de remarquer ici que six séances d'un quart d'heure suffisent à permettre une discrimination entre deux stimulus naturels finalement peu différents. Ceci donne encore plus de relief aux résultats obtenus au chapitre III qui montraient, au contraire, une absence de choix entre le gazouillis et un son pur.

Conclusion

Les sujets sont donc capables d'effectuer un choix entre les cris d'un groupe de poussins inconnus et les cris émis par les partenaires de leur propre groupe. L'absence de choix observée dans l'expérience précédente résultait donc probablement bien d'une différence dans la quantité de stimulation apportée soit par le partenaire isolé soit par un groupe de congénères.

EXPERIENCE III: ASSOCIATION D'UN SON PUR A L'AGENT RENFORCATEUR VISUEL

Le fait que les poussins soient capables d'identifier les partenaires de leur groupe grâce à leurs seules vocalisations nous a incité à essayer de comprendre quels sont les mécanismes qui permettent à ces vocalisations de jouer ce rôle. L'expérience suivante a donc pour but de tester si l'association répétitive d'un son pur à la vision de l'image de l'oiseau dans un miroir peut, comme chez l'Inséparable, modifier le comportement des sujets. Nous avons donc placé des poussins dans une situation leur permettant d'associer activement un son pur à l'agent renforçateur visuel. Par la suite les réactions des poussins à la seule diffusion de ce son ont été recueillies. Dans un premier temps toutefois une expérience de contrôle a été réalisée dans le but de mesurer les réactions de poussins "naïfs"à ce même son pur.

1. Experience de Contrôle : Un Son Pur Est-Il Evité ?

Procédure

Huit poussins "naïfs", c'est-à-dire n'ayant jamais entendu auparavant ce son pur, ont été utilisés dans cette expérience. Ils ont été placés dans la cage expérimentale, trois fois par jour, durant deux jours consécutifs (durée de chaque séance expérimentale: quinze minutes; âge des poussins au début de l'expérience: environ 24 heures). Le stimulus auditif (1000 Hz, 200 millisecondes, toutes les trois secondes) est présenté en permanence; le passage sur une zone active (figure 19) permet d'en arrêter la diffusion durant 20 secondes au terme desquelles celle-ci reprend jusqu'à un nouveau passage sur cette même zone. Le nombre et la durée des passages sur cette zone sont enregistrés et comptabilisés ainsi que ceux réalisés sur une zone de contrôle, de surface identique et placée symétriquement.

Résultats

Au cours des trois premières séances les oiseaux tendent à passer plus souvent et à séjourner plus longtemps sur la zone active.

Toutefois, cette tendance s'atténue fortement au cours des séances suivantes et finalement les oiseaux orientent leur comportement sur les deux zones de manière sensiblement équilibrée (tableau XIX). Ni les nombres de passages sur chacune des deux zones ($F(1,7)=0.11$, NS), ni leurs durées ($F(1,7)=0.30$, NS) ne diffèrent significativement. En revanche, pour ce qui concerne les nombres de passages, la comparaison des résultats de cette expérience avec ceux de la troisième expérience du chapitre II montre que les poussins sont significativement plus actifs lors de l'audition des vocalisations des congénères que lors de l'audition d'un son pur et cela aussi bien sur la zone active ($F(1,13)=24.67$, $P<.01$) que sur la zone de contrôle ($F(1,13)=6.73$, $P<.05$).

Conclusion

L'absence de choix marqué pour la zone qui permet l'arrêt du stimulus auditif ainsi que l'inactivité générale manifestée par les poussins, surtout lorsque l'on compare ces résultats avec ceux obtenus précédemment avec la diffusion des cris de congénères, montrent que l'audition de ce stimulus n'interfère pas avec le comportement des poussins. Il s'agit donc d'un stimulus neutre dont l'utilisation ne pose pas de problème particulier pour les expériences suivantes.

2. Effet de l'Association d'un Son Pur à l'Agent Renforcateur Visuel

Procédure générale

Deux groupes de cinq poussins âgés d'un jour au début de l'expérience ont été utilisés dans deux types de procédures légérement différentes. Les sujets sont placés individuellement dans la cage expérimentale et ce, plusieurs fois par jour. Cette procédure permet, comme lors des autres expériences, de minimiser les effets des variations de l'activité des sujets au cours de la journée. L'expérience est divisée en deux phases: au cours de la première dite "d'entraînement" les poussins sont placés dans une situation où ils peuvent obtenir, après avoir effectué une réponse locomotrice appropriée, soit un stimulus visuel soit un stimulus auditif. Cependant l'obtention du stimulus visuel ("V"=image de l'oiseau dans un miroir) est conditionnée par l'audition préalable du stimulus

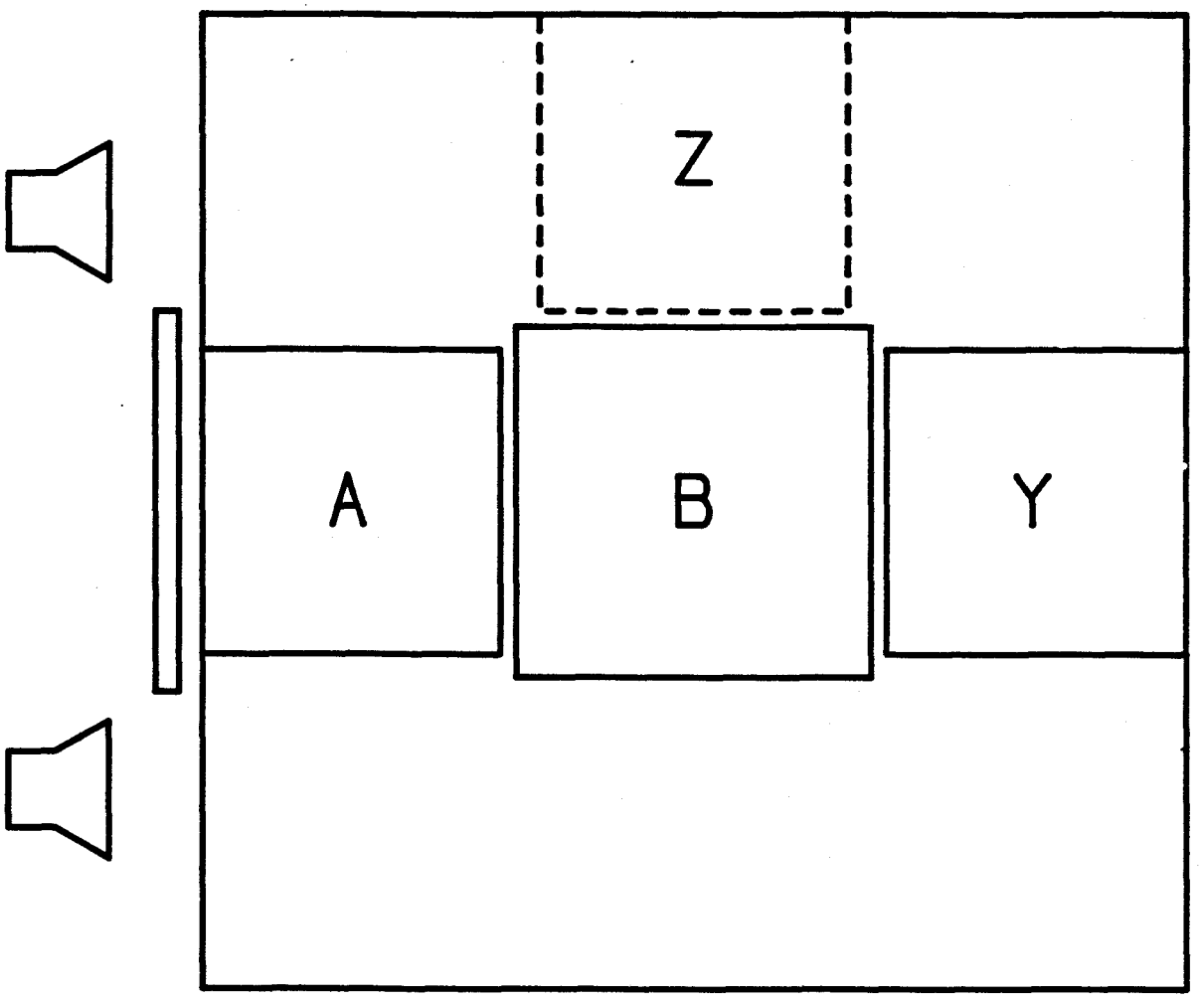
auditif constitué ici par le son pur "S" déjà utilisé précédemment. Cette condition "V si S" impose donc aux oiseaux l'obligation d'associer systématiquement l'audition du stimulus auditif à l'obtention de l'agent renforçateur visuel. En dépit des difficultés plus grandes qu'elle entraîne pour les poussins nous avons préféré cette procédure que nous avons qualifiée d'association "active" et qui implique la réalisation de deux réponses successives (passer sur une zone qui permet l'audition de "S" puis sur une autre zone qui déclenche l'apparition de "V") à la présentation simultanée des deux stimulus (association simple ou "passive"). Cette situation est en effet plus proche de celle que nous avons utilisée chez l'Inséparable et nous paraît plus propice à mettre en évidence les phénomènes qui nous intéressent.

Dans une deuxième phase de l'expérience qualifiée de "test", le stimulus visuel est supprimé alors que le stimulus auditif est diffusé en permanence. Les poussins peuvent arrêter cette diffusion en passant et en séjournant sur une zone déterminée à l'avance. Comme lors des expériences précédentes le nombre de passages sur les différentes zones sont enregistrés ainsi que leur durée.

A) Procédure I

Lors de la phase d'entraînement les cinq poussins utilisés dans cette expérience sont placés individuellement dans une cage expérimentale schématisée sur la figure 29. Quatre zones sont définies par programme, dont deux actives et deux de contrôles. Au cours de la phase d'entraînement (30 séances) le passage sur la première de ces zones active "A" (12 x 12 centimètres) détermine l'apparition du stimulus visuel. Elle est située contre une des parois, face à la glace sans tain. L'autre zone active "B", adjacente à la première, est un peu plus grande (13.8 x 13.8 centimètres) et est située au centre de la cage. Sa fonction est de déclencher le stimulus auditif qui est diffusé au niveau du mur sur lequel le stimulus visuel apparaît. Les deux autres zones (12 x 12 centimètres) servent de contrôle et sont situées pour l'une: "Y" symétriquement par rapport à la zone "A" et pour l'autre: "Z" perpendiculairement par rapport à l'axe "A-Y".

La durée des stimulus est ainsi limitée à 20 secondes. Toutefois,



-Figure 29-

Schéma de la cage expérimentale.

Quatre zones sont déterminées par programme dans cette expérience. Au cours de la phase d'entraînement, le passage sur la zone "A" détermine l'apparition du stimulus visuel, uniquement si l'oiseau est d'abord passé sur la zone "B" qui déclenche l'audition du son pur. Le stimulus visuel apparaît au niveau du côté de la cage opposé à "A". La zone "Y" permet donc le recueil du nombre et du temps de passages à proximité du miroir. La zone "Z" sert de contrôle. Lors du test le stimulus auditif est diffusé en permanence et le passage sur la zone "Y" l'arrête.

lors de cette phase, le stimulus auditif s'arrête lorsque l'oiseau pénètre sur la zone visuelle. Le stimulus visuel, lui, s'arrête dès-que l'oiseau quitte la zone "A".

Au cours de la seconde phase de l'expérience (test) le rôle de "A" et de "B" est annulé, le stimulus visuel n'apparaît donc plus et le stimulus auditif est diffusé en permanence. C'est le passage et le séjour sur "Y" qui l'arrête durant 20 secondes.

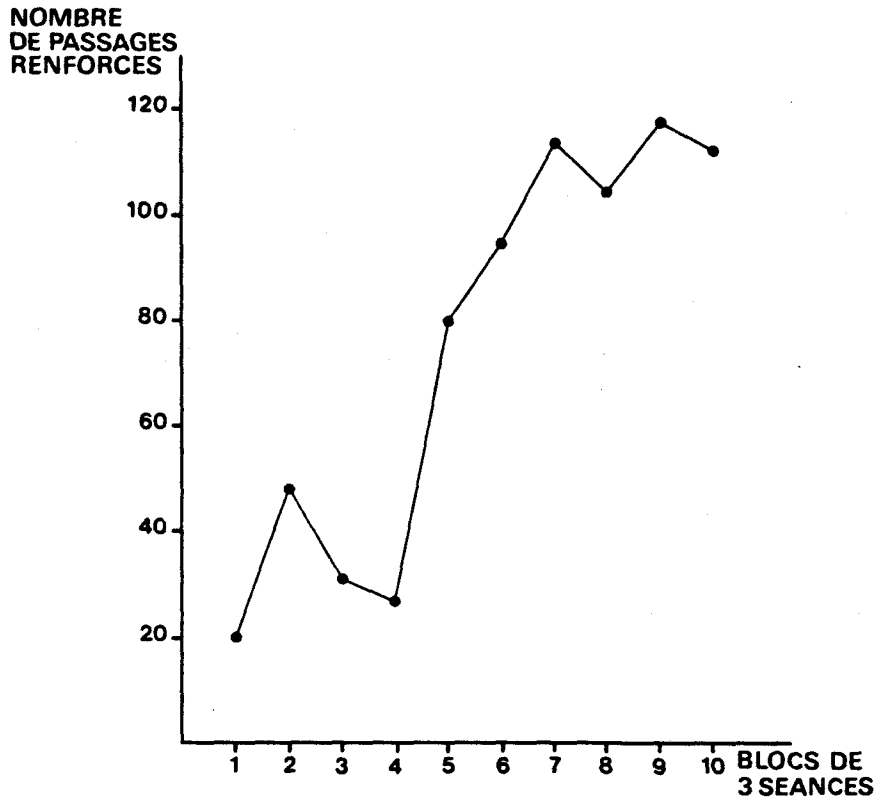
Résultats

Entraînement

Au cours des deux premières séances les poussins effectuent un nombre relativement faible de passages sur les deux zones actives. En outre, le nombre de présentations de l'agent renforçateur visuel lors du passage sur la zone "A" est extrêmement réduit. Ceci est évidemment lié au fait que les poussins doivent apprendre la séquence "passage sur B - passage sur A". En dépit de la persistance d'un certain nombre d'erreurs, très rapidement les poussins orientent sélectivement leur comportement sur l'axe "B-A". De ce fait le nombre de passages renforcés sur "A" augmente rapidement. A partir de la treizième séance le nombre d'allers et retours entre les deux zones actives croît fortement (voir la figure 30 qui traduit le nombre de passages renforcés sur la zone visuelle). Les poussins associent donc un nombre important de fois le stimulus sonore à l'agent renforçateur visuel (130 fois en moyenne par poussin).

Test

Au cours de cette phase de l'expérience, le passage sur l'ex-zone de contrôle "Y" détermine l'arrêt du stimulus auditif qui, sinon, est présenté en permanence. Dès les premières séances, le nombre de passages sur la zone qui détermine l'arrêt du stimulus auditif augmente fortement (environ trois fois et demie: tableau XXI). Toutefois ce nombre n'évolue pas au cours des séances suivantes. Cette augmentation n'est donc pas liée à un phénomène d'apprentissage résultant de la présentation du stimulus "arrêt du stimulus auditif". Ceci est d'ailleurs confirmé par l'analyse des durées de stationnement sur cette zone et par celles des nombres et des durées enregistrées



-Figure 30-

L'apprentissage de la séquence "V si S": première procédure.

L'évolution du nombre de passages effectivement renforcés sur la zone "A" montre que les oiseaux apprennent à effectuer la séquence "passage sur B et audition du son pur - passage sur A et vision de l'image dans le miroir".

BU LILLE

sur la zone "A" (ex-zone visuelle) et sur la zone de contrôle "Z". En effet, au niveau de la zone "A", après une chute très marquée de ces deux paramètres liée à la disparition de l'agent renforçateur visuel, on note une évolution pratiquement parallèle à celle observée sur "Y" (arrêt de S). Dans le même temps, nombres et durées de stationnement augmentent fortement sur la zone "Z" sans toutefois se différencier réellement des chiffres enregistrés sur "A" et "Y". La comparaison entre la zone qui détermine l'arrêt de la diffusion du son pur et la zone de contrôle ne révèle aucune différence significative, ni en ce qui concerne les nombres de passages ($F(1,4)=0.32$, NS), ni en ce qui concerne les durées ($F(1,4)=0.02$, NS). Au total il semble donc que les résultats de cette phase de l'expérience traduisent simplement une exploration généralisée de la cage. L'activité n'est pas sélectivement orientée vers la zone qui permet l'arrêt du stimulus auditif envers lequel les poussins semblent rester indifférents.

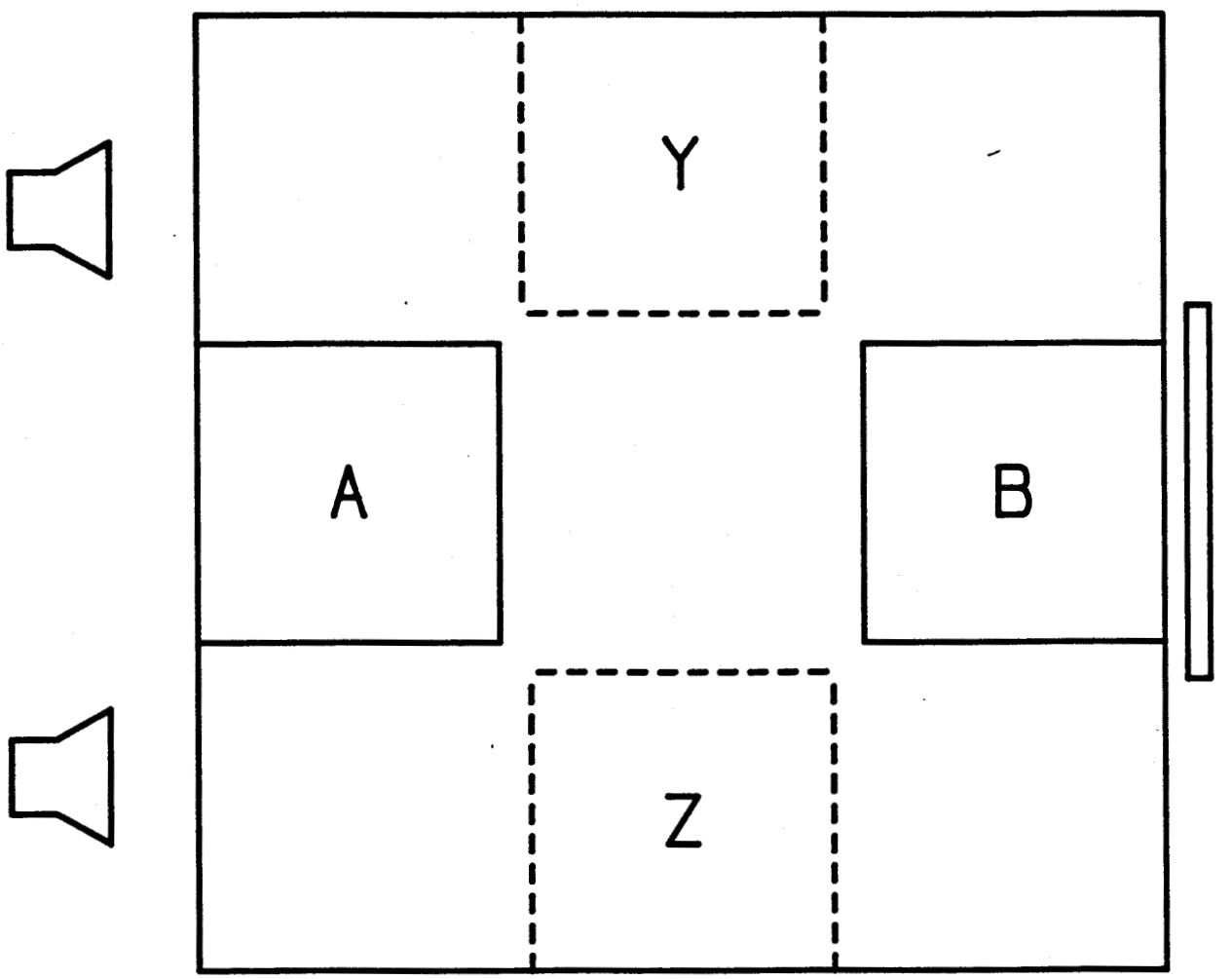
Conclusion

Les poussins n'évitent pas la diffusion du stimulus sonore comme le font les Inséparables après que ce stimulus ait été associé à la vision d'un congénère. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ceci. Premièrement le nombre d'associations reste peut-être trop faible; celles-ci ont cependant été réalisées au cours de trente séances d'apprentissage étalées sur trois jours ce qui paraît long pour révéler un phénomène qui, s'il existe, doit apparaître précocément pour avoir une valeur de survie. Une deuxième explication est que la possibilité d'associer un stimulus sonore à un agent renforçateur, visuel ou autre, existe bien comme le suggère Guyomarc'h (1972, 1974) mais pour que cette association se réalise il est nécéssaire que le stimulus sonore présente un certain nombre de caractéristiques précises, peut-être définies par le génome de l'espèce. Le fait que les poussins soient capables d'identifier les partenaires de leur groupe va dans ce sens. Il faut cependant remarquer qu'Eiserer et Hoffman (1974) et Eiserer (1977) montrent chez le caneton qu'un simple bruit blanc associé à un stimulus visuel d'empreinte acquiert progressivement des propriétés attractives. Enfin, il existe une troisième possibilité, liée à la procédure

expérimentale que nous avons utilisée. En effet, comme nous l'avons précisé plus haut, pour voir leur image dans la glace sans tain les oiseaux doivent effectuer la séquence "passage sur B - passage sur A" et ainsi associer l'audition du stimulus sonore à l'apparition du "congénère". Toutefois le stimulus disparaît dès que le sujet quitte la zone visuelle en particulier pour pénétrer dans la zone auditive. Paradoxalement le sujet risque donc aussi d'associer l'audition du son pur à la disparition de l'agent renforçateur visuel et ainsi de se trouver dans une situation de conflit susceptible de perturber son comportement. Dans l'expérience suivante nous avons voulu éliminer cette possibilité en modifiant légèrement la procédure.

B) Procédure II

Les zones actives "A" et "B" (12 x 12 centimètres) conservent leur fonction mais sont placées aux deux extrémités de la cage (figure 31). Les stimulus respectivement déclenchés par le passage sur chacune de ces zones sont présentés à leur proximité. Deux zones de contrôle "Y" et "Z" (12 x 12 centimètres)sont situées contre les murs latéraux, à mi-distance entre les zones actives. Comme précédemment l'expérience se déroule en deux phases. Dans un premier temps (entraînement), les oiseaux doivent associer le stimulus auditif présenté lors du passage sur la zone "A" au stimulus visuel présenté au niveau du mur opposé, proche de la zone "B". Pour faciliter cet apprentissage, plus difficile que le précédent dans la mesure où les zones actives sont éloignées l'une de l'autre, la première phase a été divisée en deux parties. Au cours des dix premières séances, le passage sur la zone "A" détermine l'apparition de l'image du poussin sur les deux murs opposés de la cage en même temps que l'audition du son pur uniquement du côté de la zone "A", alors que le passage sur la zone "B" ne modifie pas l'environnement. Ceci a pour effet d'inciter le poussin à effectuer des allers et retours entre les deux zones actives et donc de favoriser le passage de celui-ci sur la zone "auditive". En outre, ceci permet également au poussin d'associer "passivement" les deux stimulus. Au cours des vingt séances suivantes le passage sur la zone "A" ne provoque plus que l'audition du stimulus sonore, tandis que la zone "B" n'entraîne l'apparition du stimulus visuel au niveau du mur



BU LILLE

-Figure 31-
Schéma de la cage expérimentale.

Lors de l'entraînement, les poussins peuvent obtenir la vision de leur image dans le miroir situé à proximité de la zone "B" en passant sur cette zone. Toutefois, comme dans le cas précédent, ils doivent auparavant passer sur la zone "A" qui leur permet d'entendre le son pur. Au cours du test le son est diffusé en permanence et les poussins peuvent l'arrêter en passant sur la zone "Y".

proximal qu'à la condition que la séquence "V si S" soit effectuée. Nous postulons que les poussins réalisent ainsi une association "active".

Au cours de la deuxième phase (test) le poussin peut arrêter le stimulus auditif, qui est maintenant permanent, en passant ou en séjournant sur la zone de contrôle "Y".

Résultats

Entraînement

Au cours de la première partie de cette phase, la présentation des stimulus visuels aux deux extrémités de la cage incite très rapidement les poussins à effectuer des allers et retours entre les zones "A" et "B". Ce comportement persiste au cours des vingt séances suivantes et les oiseaux effectuent de cette manière un nombre élevé d'associations entre les deux stimulus (tableau XXI). Au cours de cette phase le comportement des poussins est essentiellement orienté sur l'axe "A-B" et on enregistre très peu de passages sur les deux zones de contrôle et en particulier sur la zone "Y" qui, dans la seconde phase de l'expérience, aura pour rôle d'arrêter la diffusion du stimulus auditif.

Test

Au cours de cette phase on constate une importante activité et les poussins explorent la totalité de la cage (tableau XXI). Sur la zone "B" qui permettait précédemment l'accés à l'agent renforçateur visuel, on note, après une chute liée à la suppression de cet agent renforçateur, une augmentation importante et progressive du nombre de passages qui ramène celui-ci (calculé sur les trois dernières séances) à un niveau sensiblement identique à celui enregistré à la fin de la phase d'entraînement. En ce qui concerne le paramètre durée, on observe le même phénomène, sans toutefois que l'on atteigne un niveau identique à celui de l'entraînement. Pourtant le comportement n'est plus spécifiquement orienté sur l'axe "A-B" et corrélativement, le nombre de passages sur l'ex-zone auditive diminue. Le nombre et la durée des passages augmentent sensiblement sur la zone "Y" qui arrête la diffusion du stimulus auditif mais, dans le même temps, on note

une augmentation (légèrement plus faible) sur la zone de contrôle "Z". L'analyse statistique ne révèle aucune différence significative entre ces deux zones (nombres: $F(1,4)=1.05$, NS; durées: $F(1,4)=1.76$, NS). On retrouve donc ici l'effet déjà noté dans l'expérience précédente à savoir une activation et une exploration généralisée.

Conclusion

Si l'on s'en tient à la seule analyse de ce qui se passe sur la zone "Y", l'augmentation sensible notée sur celle-ci peut faire penser à un évitement. Toutefois, l'analyse des résultats enregistrés sur les autres zones montre qu'il serait erronné de conclure ainsi. En fait, le maintien d'un niveau élevé de performance sur "A" et l'augmentation, marquée également bien que moindre, sur "Z" révèle plutôt une activation générale. Dans ce cadre, il est intéressant de constater que, comme dans le chapitre II, les sujets présentent une intense activité de recherche autour de la zone qui permettait, au cours de la phase d'entraînement, l'accès à l'image dans le miroir.

Discussion

Les expériences décrites ci-dessus montrent qu'en dépit de leur faible rôle dans les interactions entre jeunes, les vocalisations présentent quand même des caractéristiques individuelles qui permettent au poussin d'identifier son propre groupe. Cette identification résulte peut-être d'un mécanisme de conditionnement qui a permis aux oiseaux d'associer progressivement certains types de cris avec certains individus comme nous l'avions suggéré avec l'Inséparable adulte. Cependant, la deuxième partie de ce chapitre fait apparaître une différence importante avec ce qui se passe chez cette espèce. En effet, il semble ici impossible de conférer une valeur de signal à un stimulus sonore artificiel par simple association avec l'agent renforçateur visuel. Il semble donc que les mécanismes qui président à l'ontogenèse de la signification des vocalisations soient moins "ouverts" chez le poussin et il est probable que les caractéristiques physiques de celles-ci jouent un rôle important dans ce processus. Il faut remarquer à ce propos que l'audition continue des cris de congénères (chapitre I) provoque une

activation importante, alors qu'à l'inverse les poussins ne manifestent aucune réaction comportementale significative à la diffusion continue du stimulus artificiel. Il n'est donc pas impossible, ainsi que nous en avions fait l'hypothèse plus haut, que l'audition des vocalisations des congénères provoque une activation générale, peut-être de manière rigidement programmée par le génome. A l'âge où les poussins sont testés, cette réponse locomotrice est nettement orientée vers la source sonore. Il serait intéressant de savoir si cette orientation résulte d'un conditionnement précoce et rapide dont l'agent renforçateur serait le rétablissement d'un contact avec le partenaire ou avec la mère.

CHAPITRE V

LE CONDITIONNEMENT EST-IL POSSIBLE AU COURS DE LA PERIODE PRENATALE ?

L'importance de l'autoperception ou de l'audition des autres embryons au cours de la période prénatale a été maintes fois évoquée et confirmée chez plusieurs espèces de nidifuges: Grier, Counter et Shearer (1967) et Guyomarc'h (1973) chez le poussin de poule domestique, Gottlieb (voir l'introduction) chez le caneton de colvert (Anas platyrinchos), Ewing, Ewing et Vanderweele (1975) chez la caille japonaise (Coturnix coturnix japonica), Clements et Lien (1976), Lien (1976) et Tschanz (1968) chez le Guillemot de Troïl (Uria aalge aalge). Dès 1965 Schneirla suggérait que la réponse de poursuite observée chez de nombreux oiseaux nidifuges et qui apparaît, semble-t-il, spontanément après l'éclosion devait en réalité avoir ses racines dans certains aspects du comportement embryonnaire de ces oiseaux. Les mouvements de la tête, en particulier, par le contact avec les tissus avoisinants, apporteraient des stimulations déterminantes dans l'ontogenèse de la réponse d'approche. S'appuyant sur cette idée et sur la constatation de Kovach (1968) qui avait montré qu'à partir du 17ème jour d'incubation l'embryon de poulet émet une réponse géotaxique après le retournement de l'oeuf, Clements et Lien (1976) ont fait l'hypothèse que le fait d'entendre un stimulus auditif durant cette période d'intenses stimulations tactiles et proprioceptives pouvait favoriser l'acquisition d'une réponse d'approche vers ce stimulus auditif. Leur expérience réalisée avec des embryons de Guillemot de Troïl tend à confirmer cette hypothèse. Ces auteurs ont en effet mesuré plusieurs paramètres comportementaux chez des poussins de cette espèce en réponse à la présentation du stimulus visuel d'empreinte accompagnée de l'audition du stimulus auditif entendu au cours de la phase tardive de l'embryogenèse. Il apparaît que les poussins ayant entendu le son après le retournement de l'oeuf

présentent un taux d'approche vers le stimulus d'empreinte plus élevé que les poussins sans expérience prénatale ou ayant entendu le stimulus avant le retournement de l'oeuf.

Chez le caneton, nous l'avons vu, le caractère attractif spécifique du cri maternel dépend également de stimulations prénatales, en particulier de l'audition des cris des autres embryons (Gottlieb, 1975a,b,c, Guyomarc'h, 1973). Toutefois ce caractère attractif ne semble pas dépendre de l'association avec un quelconque agent renforçateur, et Gottlieb semble n'avoir envisagé que des effets d'induction, d'accélération ou de maintien au niveau du système nerveux lui-même. Ceci n'exclut cependant pas qu'un autre processus, de conditionnement par exemple, puisse venir se surajouter à cette maturation nerveuse pour conférer une valeur supplémentaire au stimulus perçu au cours de l'embryogenèse. C'est cette hypothèse que nous avons voulu tester ici en placant des poussins dans une situation de choix entre des stimulus sonores artificiels ayant ou non été associés à l'agent renforçateur visuel.

EXPERIENCE 1: DES POUSSINS NAIFS EFFECTUENT-ILS UN CHOIX SPONTANE ENTRE DEUX SONS PURS ?

Dans un premier temps, nous avons testé une éventuelle préférence spontanée pour l'un des deux sons purs utilisés dans cette série expérimentale.

Procédure

Dix poussins naïfs ont été utilisés dans cette expérience. Aprés la sortie de l'incubateur, les poussins âgés de 24 heures environ sont placés dans une situation de choix entre les deux sons purs tels qu'ils ont été définis dans le chapitre "APPAREILLAGE ET TECHNIQUES" (S1=1000 Hz et S2=500 Hz). Ces deux sons ne diffèrent que par leur fréquence et sont présentés à une intensité comprise entre 75 et 80 dB et à un rythme de une impulsion de 200 millisecondes toutes les trois secondes. De cette manière, ni l'un ni l'autre de ces sons ne présente de caractéristiques de rythme ou de durée proches de celles du cri

maternel. En outre, s'agissant de sons purs, ils ne présentent évidemment pas non plus de caractéristiques de modulation de fréquences ressemblant à celles du cri maternel. On sait que ces paramètres constituent des éléments importants dans la reconnaissance acoustique spécifique chez les nidifuges (Gottlieb, voir l'introduction; Guyomarc'h, 1974c). Toutefois il a été montré que les sons de fréquence basse (de 375 Hz à 625 Hz) sont plus attractifs que des sons de fréquence plus élevée (Fischer, 1972).

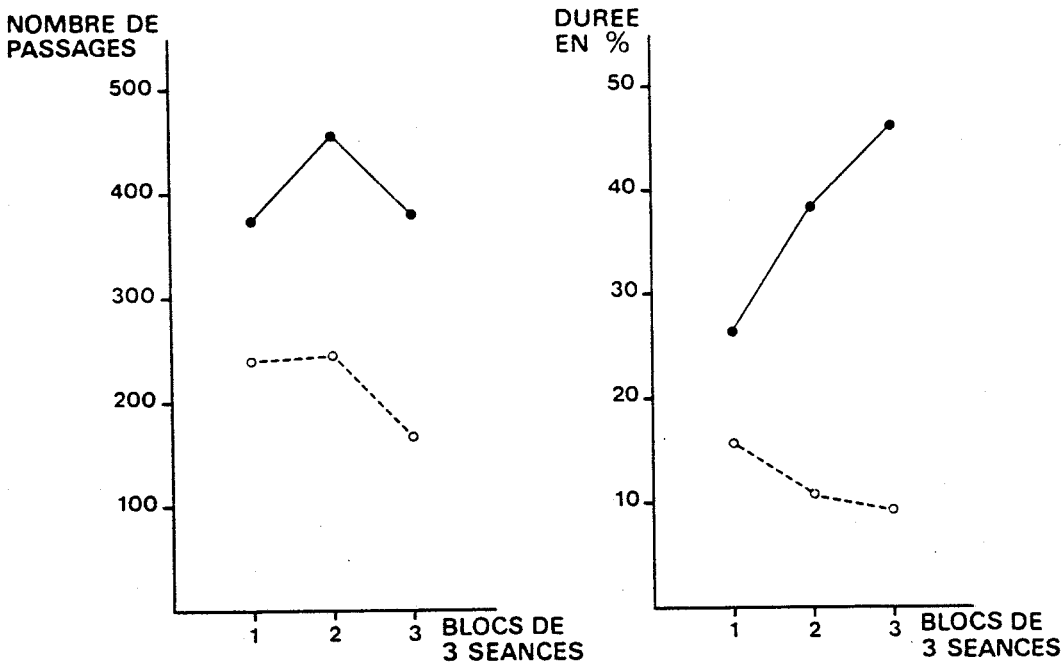
Comme lors des expériences précédentes, c'est le passage sur l'une ou l'autre de deux zones actives, matérialisées sur le plancher de la cage expérimentale, qui détermine la diffusion de ces stimulus (figure 19). Chacun de ces stimulus est présenté lors du passage sur la zone correspondante durant un maximum de vingt secondes. Lors de chacune des neuf séances expérimentales, le sujet est placé dans la cage expérimentale durant un quart d'heure. Au terme de ces quinze minutes, il réintègre son groupe dans sa cage d'élevage.

Résultats

Dès les premières séances, les sujets présentent un comportement nettement orienté vers la zone qui permet l'audition du son de fréquence basse (figure 32 et tableau XXII). Cependant au cours du premier bloc de trois séances (B1) la différence entre les nombres de passages sur chacune des zones n'atteint pas le seuil de significativité ($F(1,9)=3.40$ NS). Au cours des séances suivantes l'écart s'accentue et devient significatif (B2: $F(1,9)=30.24$; $P<.01$; B3: ($F(1,9)=24.44$; $P<.01$). L'évolution est la même pour les durées (B1: $F(1,9)=4.68$ NS; B2: $F(1,9)=34.78$; $P<.01$; B3: $F(1,9)=40.97$; $P<.01$). Cette préférence pour la zone qui permet l'audition de "S2" se manifeste donc à la fois par un nombre de passages et une durée de séjour plus importants sur cette zone.

Conclusion

Des poussins n'ayant aucune expérience acoustique avec les deux sons utilisés présentent donc, dès le deuxième bloc de séances, une orientation de leur comportement vers la zone qui leur permet d'entendre le son de fréquence basse. Ce choix se manifeste de manière



-Figure 32-

Choix spontané entre deux sons purs (500 Hz et 1000 Hz).

Placés dans une situation de choix entre deux sons purs qui ne diffèrent que par leur fréquence, les poussins manifestent une préférence marquée et rapide pour le son de fréquence basse (500 Hz). Ceci se traduit par des différences aussi bien en ce qui concerne les nombres qu'en ce qui concerne la durée des passages sur chacune des deux zones actives.

●——● : son de 500 Hz
○--○ : son de 1000 Hz

de plus en plus nette au cours des séances, en particulier en ce qui concerne les durées de séjours sur les deux zones. Ceci confirme les observations de Fischer (1972); on peut cependant se demander à quoi correspond ce choix d'un stimulus sonore totalement artificiel. En fait, le seul paramètre qui différencie les deux stimulus utilisés ici est la fréquence. La fréquence de "S1" (1000 Hz) est nettement inférieure à celle des cris juvéniles; elle est par contre supérieure au fondamental des cris attractifs du type: gloussement maternel, cri d'offrande alimentaire et trille de rappel au nid. Au contraire "S2" correspond à la fréquence du cri maternel sur laquelle le maximum d'énergie est concentré (Guyomarc'h, 1974c). Les poussins pourraient donc dans ces conditions très particulières d'isolement et de choix, et en l'absence de tout autre élément permettant une quelconque identification, rechercher la perception de cette fréquence qui fait partie du répertoire maternel. Dans ce contexte, il est intéressant de rappeler que les expériences du chapitre II nous ont permis de montrer que les poussins semblent incapables d'effectuer un choix entre le gazouillis juvénile et le son de 1000 Hz. Ceci renforce donc notre hypothèse de la faible valeur de ces vocalisations dans les interactions entre les poussins. Il se pourrait donc que cette préférence à l'égard de cette fréquence particulière soit programmée génétiquement et focalise le comportement du poussin vers le cri maternel, évitant ainsi que le jeune nouveau-né ne soit attiré par leur cri dont la modulation est identique à celle du gloussement maternel et ne s'oriente ainsi, par erreur, vers les autres jeunes.

EXPERIENCE 2: EFFET DES STIMULATIONS PRENATALES

Nous avons voulu, par cette expérience, tester l'effet d'une stimulation prénatale avec le son S1, moins attractif, sur le choix des poussins.

Procédure

Quinze poussins incubés au laboratoire ont été utilisés dans cette expérience. Au cours des trois derniers jours d'incubation (soit du dix-huitième au vingt-et-unième jour) ils reçoivent des

stimulations prénatales constituées par le son S1 (1000 Hz) présenté de manière répétitive durant un quart d'heure, au rythme défini dans le chapitre "APPAREILLAGE ET TECHNIQUES" et à une intensité comprise entre 75 et 80 dB. Ces stimulations interviennent, deux fois par jour, à des moments choisis de telle manière qu'elles ne soient associées à aucun changement manifeste de l'environnement des embryons. Au total ceux-ci reçoivent donc ces stimulations durant six périodes de un quart d'heure.

Aprés l'éclosion, les poussins demeurent encore environ 24 heures dans l'incubateur. Ils sont donc âgés d'un jour lorsqu'ils en sont sortis définitivement et placés dans la situation de choix entre les deux stimulus sonores S1 et S2.

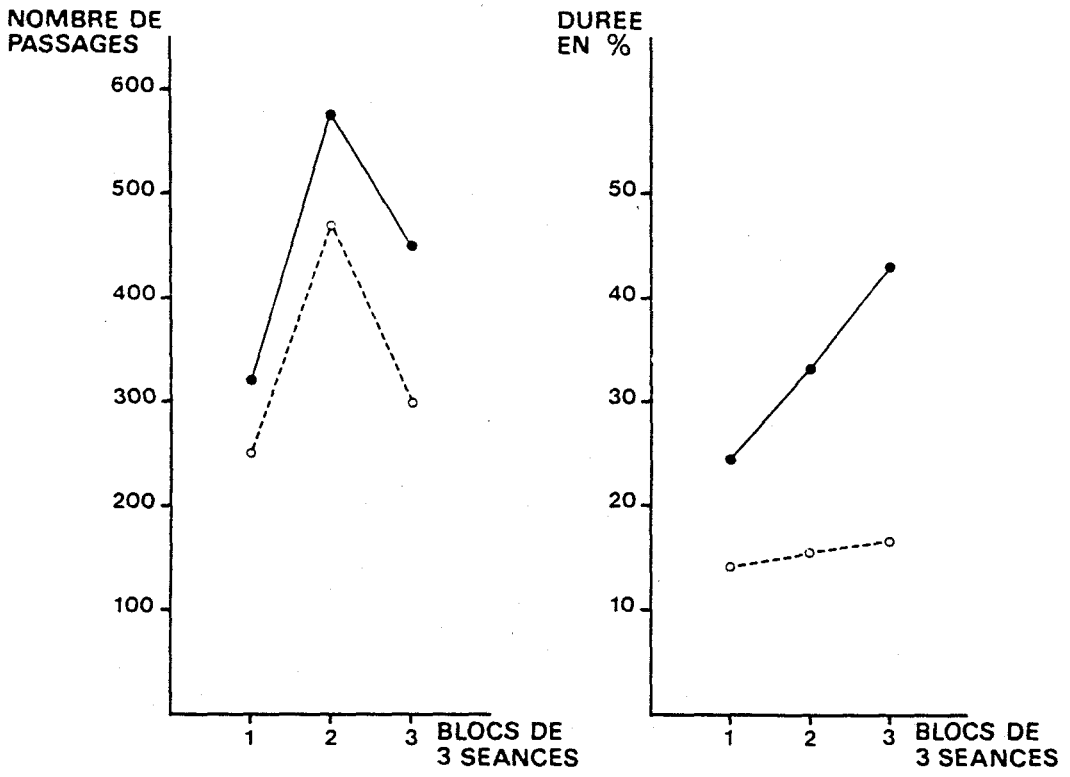
Hormis le fait que ces poussins aient subi des stimulations acoustiques prénatales, la procédure est strictement identique à celle de l'expérience précédente. En particulier les poussins subissent, comme précédemment, neuf séances expérimentales.

Résultats

Les résultats de cette expérience sont présentés dans la figure 33 et le tableau XXII. Au cours des trois premières séances, les nombres de passages sur les deux zones ne diffèrent pas significativement ($F(1,14)=2.93$ NS). En revanche, les poussins séjournent plus longtemps sur la zone qui permet l'audition du son de fréquence basse ($F(1,14)=6.50$; $P<.05$). Au cours des deux blocs suivants toutes les différences deviennent significatives, tant en ce qui concerne les nombres de passages (B2: $F(1,14)=4.99$; $P<.05$; B3: $F(1,14)=19.44$; $P<.01$) qu'en ce qui concerne les durées (B2: $F(1,14)=5.63$; $P<.05$; B3: $F(1,14)=16.56$; $P<.01$).

Conclusion

Les poussins qui ont subi des stimulations prénatales ne présentent donc pas un comportement fondamentalement différent de celui des poussins naïfs. Trés rapidement les sujets des deux groupes se révèlent capables de faire le choix de la zone qui permet l'audition du son de fréquence basse. Il faut cependant remarquer qu'au cours des deux derniers blocs de séances, les différences entre



-Figure 33-

Effet des stimulations prénatales.

Des poussins ayant subi, au cours des derniers jours d'incubation, des stimulations auditives répétées avec un son pur de 1000 Hz ne modifient pas leur comportement de manière importante lorsqu'ils sont placés, après l'éclosion, dans une situation de choix entre ce son pur et un son de fréquence basse (500 Hz).

BU LILLE

les nombres de passages sur la zone qui permet l'audition de "S1" et les nombres de passages sur celle qui permet l'audition de "S2" sont significativement plus grandes chez les poussins naïfs (B2: $F(1,23)=5.90$; $P<.05$; B3: $F(1,23)=6.64$; $P<.05$). La stimulation prénatale pourrait donc avoir une faible influence sur le comportement du poussin.

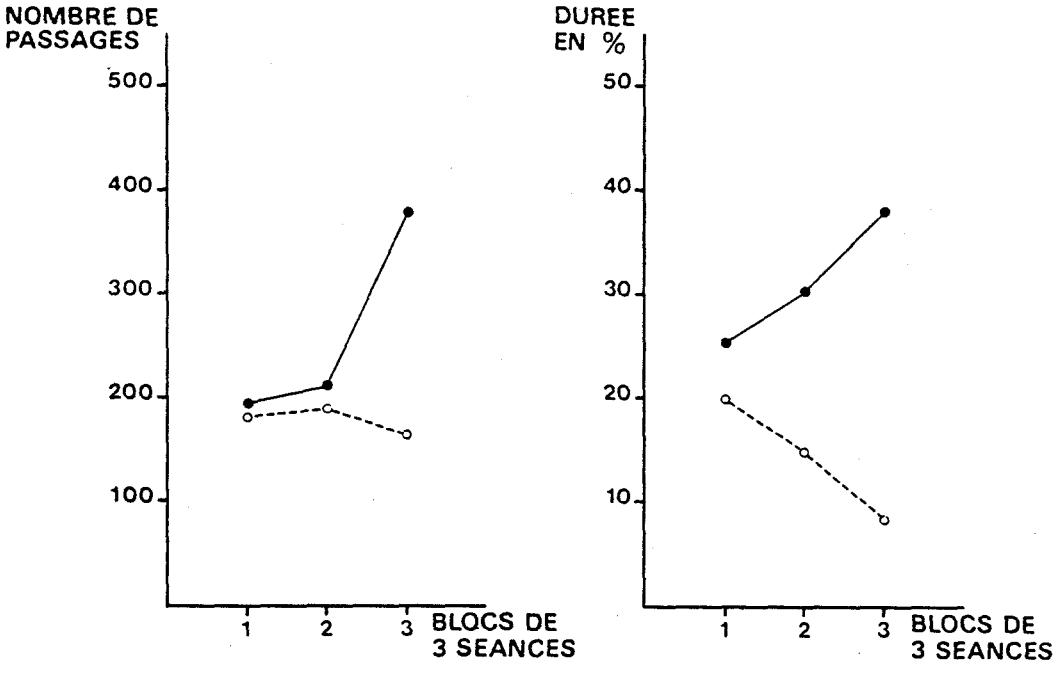
EXPERIENCE 3: EFFET DES STIMULATIONS PRENATALES ASSOCIEES AU RECHAUFFEMENT ET AU RETOURNEMENT DE L'OEUF.

Cette expérience a été réalisée dans le but d'analyser l'effet d'une stimulation prénatale associée à un changement de l'environnement sur le comportement de poussins placés dans une situation de choix entre deux stimulus auditifs.

Procédure

Les dix poussins ici ont été incubés au laboratoire. Deux fois par jour les oeufs sont sortis de l'incubateur, laissés à l'extérieur durant un temps défini, augmentant au fur et à mesure de l'avancement de l'incubation: de six minutes au début à quinze minutes à la fin. Ils sont également retournés avant d'être replacés dans l'incubateur. A partir du dix-huitième jour d'incubation et jusqu'à la fin de celle-ci (soit pendant trois jours), ils recoivent, durant quinze minutes, des stimulations auditives constituées par le son pur S1 (1000 Hz, 200 millisecondes, toutes les trois secondes) présenté de manière répétitive lors du retour des oeufs dans l'incubateur. Le son est donc associé à la fois au réchauffement de l'oeuf et aux stimulations somesthésiques dues à son retournement. Au total ce sont donc six périodes d'un quart d'heure qui sont ainsi imposées aux embryons.

Par rapport à l'expérience précédente la seule différence réside donc dans le fait que les stimulations prénatales sont ici associées à un changement de l'environnement des embryons: en fait à un réchauffement et à un retournement. Aprés l'éclosion les poussins subissent neuf séances expérimentales.



-Figure 34-

Effets des stimulations prénatales associées à des modifications de l'environnement de l'embryon.

Le fait d'avoir entendu, durant la période embryonnaire tardive, le son de 1000 Hz, associé au retournement de l'oeuf et à son réchauffement, modifie profondément le comportement des poussins. On constate en effet dans ce cas un retard dans l'expression du choix en faveur du son de fréquence basse. Les nombres de passages sur les deux zones ne diffèrent significativement dans aucun des trois blocs de séances et les poussins ne séjournent significativement plus longtemps sur la zone qui permet l'audition du son de fréquence basse qu'au cours du dernier bloc de séances.

Résultats

Les résultats sont regroupés par tranches de trois séances (figure 34 et tableau XXII). On constate que, durant les deux premières séries de trois séances, le nombre de passages est pratiquement identique sur les deux zones actives. Les différences ne sont significatives ni pour le premier bloc ($F(1,9)=0.08$; NS) ni pour le deuxième ($F(1,9)=0.25$; NS). Au cours du troisième bloc de séances, et en dépit de l'augmentation significative ($F(2,18)=4.06$; $P<.05$) enregistrée sur la zone qui permet l'audition de S2, la différence entre les deux zones n'atteint pas le seuil de significativité de .05 ($F(1,9)=3.92$; NS).

De la même façon, en ce qui concerne les durées, les différences entre zones ne sont pas significatives au cours des deux premiers blocs de séances (B1: $F(1,9)=0.52$; NS; B2: $F(1,9)=3.97$; NS); elles ne le deviennent qu'au cours des trois dernières séances ($F(1,9)=22.27$; $P<.01$).

Conclusion et Discussion

Ces résultats montrent que la préférence pour le son S2, spontanée et rapidement exprimée par des poussins naïfs, ne se manifeste que plus tardivement lorsque les embryons ont reçu une stimulation prénatale associée à une modification de leur environnement. L'expérience auditive acquise au cours de la période prénatale semble donc conférer au stimulus sonore une valeur suffisante pour introduire un délai dans le choix du poussin. Des stimulations prénatales non associées à une modification de l'environnement réduisent aussi légèrement les différences entre les nombres de passages sur les deux zones. La faible importance de cet effet montre cependant que l'élément essentiel, qui introduit un retard réel dans le choix des poussins, est constitué par l'association du stimulus auditif avec le retournement et le réchauffement de l'embryon.

Cette série expérimentale confirme donc que l'association d'un son pur à un changement de l'environnement de l'embryon modifie les réactions comportementales des poussins à ce son pur.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Comme chez l'Inséparable, la "vision d'un congénère" constitue un agent renforçateur pour le poussin placé dans une procédure de conditionnement opérant. La technique que nous avons employée au chapitre II, et qui permet une bonne distinction entre la réponse opérante et la réponse de consommation, nous a également permis de mettre en évidence le fait que la valeur appétitive du stimulus visuel se double d'une valeur attractive qui se traduit par une réponse d'approche très marquée. Cette réponse persiste lors de l'extinction, alors même que le stimulus n'est plus présenté, et va en s'amplifiant au cours de l'expérience. On retrouve cette dualité avec le stimulus auditif qui constitue également un agent renforçateur. Ceci, et son faible rôle dans les interactions entre jeunes, fait apparaître ce stimulus comme profondément différent des vocalisations des Inséparables qui, rappelons le, contribuent de manière essentielle à la reconnaissance individuelle et sont fortement évitées lorsqu'elles sont présentées seules. Cette différence de statut est également suggérée par le fait que, contrairement aux Inséparables, les poussins semblent, après l'éclosion, incapables d'associer un stimulus sonore artificiel à l'agent renforçateur visuel. Tout ceci pose donc le problème de la signification de ces vocalisations et de l'ontogenèse de cette signification. L'existence d'une possibilité d'identification acoustique montre cependant que les sujets ne sont pas totalement indifférents aux cris des congénères et qu'il leur est possible d'associer certains types de vocalisations à des individus particuliers. Néanmoins, les résultats négatifs obtenus avec un partenaire isolé semblent indiquer, pour le moins, une difficulté à identifier un individu précis et la nécessité de percevoir une quantité minimum de stimulations provenant du groupe de poussins pris comme un tout.

Il est intéressant d'interpréter l'effet des stimulations

prénatales à la lumière de ces derniers résultats. En effet, lorsque des poussins naïfs sont confrontés à une situation de choix entre deux stimulus sonores artificiels de fréquences différentes, ils orientent très rapidement leur comportement vers la zone qui leur permet l'audition du stimulus de basse fréquence. L'audition du son de fréquence plus aiguë au cours des derniers stades de l'embryogenèse et, surtout, son association avec certaines modifications de l'environnement, introduit un certain retard dans l'expression de cette préférence. Il existe donc une préférence spontanée pour le son le plus grave mais l'expérience prénatale modifie temporairement cette tendance spontanée.

Il est donc probable que la reconnaissance acoustique soit autant le résultat de l'audition prénatale des cris des autres embryons que d'un apprentissage réalisé après l'éclosion. Selon cette interprétation, les cris des congénères, associés au cours de la vie embryonnaire à de nombreuses stimulations proprioceptives et au réchauffement, seraient perçus, après l'éclosion, comme un élément sécurisant dans un environnement étranger. Dans ces conditions, on comprend que le groupe soit en fait considéré comme une entité supra-individuelle dont le contact est sans aucun doute nécessaire à la survie de l'oiseau mais qui n'entre pas en communication réelle avec le sujet.

Les éléments décrits ci-dessus montrent que la valeur des vocalisations peut être modulée dans certaines conditions, mais cette modulation semble beaucoup plus difficile à obtenir que dans le cas de l'Inséparable. Le processus semble donc plus rigidement programmé chez le poussin, et il est vraisemblable que les caractéristiques acoustiques des signaux vocaux jouent ici un grand rôle comme semblent l'indiquer les résultats du chapitre IV. Cette analyse des signaux vocaux existe aussi chez les psittacidés et les travaux de Parks et Dooling (1985, 1986) sur la perruche ondulée (Melopsittacus undulatus) montrent que ce phénomène est très important dans ce groupe. Mais il semble que les capacités auditives remarquables de ces oiseaux s'accompagnent d'une "ouverture" des processus de conditionnement, qui n'existe pas chez le poussin, et qui leur permet

d'en tirer le meilleur profit. Il est probable que le développement important de certains éléments du système nerveux central impliqués dans la commande vocale n'est pas étranger à ce phénomène (Delsaut, soumis pour publication, voir l'annexe II).

DISCUSSION GENERALE

BU LILLE

Au terme de ce travail il nous paraît important, dans un premier temps, de résumer les résultats les plus importants pour en dégager par la suite les éléments qui nous paraissent mériter une discussion plus approfondie.

Les principaux résultats chez l'oiseau adulte

La première partie de ce travail nous a permis de mettre en évidence, chez l'inséparable adulte, l'existence d'un besoin de contact social qui se traduit par la recherche des stimulus émanant des partenaires. Les conditions expérimentales que nous avons utilisées montrent que la vision d'un congénère, qui constitue un agent renforçateur dans une procédure de conditionnement opérant, contribue à satisfaire ce besoin. L'audition simultanée des vocalisations d'un congénère augmente la valeur appétitive du stimulus visuel. Ces vocalisations ne constituent cependant pas elles-mêmes un stimulus appétitif. Elles sont même fortement évitées lorsqu'elles sont présentées seules, de manière répétitive, à un individu isolé. Les expériences du chapitre III ont montré que cet évitement n'est pas un "artefact" lié aux conditions de présentation du stimulus auditif, à la présence de cris à caractère négatif, ni même à l'identité du répondeur. C'est ainsi que le cri de contact, dont le premier chapitre a pourtant montré le caractère fortement attractif et son intervention dans les mécanismes de reconnaissance individuelle, est fortement évité lorsqu'il est présenté seul et de manière répétitive. Pourtant lorsqu'il accompagne le stimulus visuel, ce même cri de contact, présenté dans des conditions identiques, contribue à former un nouveau stimulus, complexe, plus appétitif que la seule vision du partenaire. En fait, la valeur des vocalisations dépend clairement de la présence ou de l'absence du stimulus visuel et donc de son interaction avec ce dernier. Ces résultats nous ont conduit à faire l'hypothèse que les vocalisations, dans le cas présent le cri de contact, sont des signaux annonçant qu'une réponse motrice (d'approche) permet d'obtenir l'agent renforçateur constitué ici par la vision du congénère ou, dans la

nature, probablement par le rétablissement d'un contact physique avec celui-ci. Selon cette hypothèse, la signification du cri de contact dépend donc d'un processus de conditionnement qui permet à l'oiseau d'associer un signal auditif particulier aux caractéristiques visuelles de l'émetteur. Dans les conditions expérimentales que nous avons imposées aux oiseaux, la non présentation de l'agent renforçateur visuel, après le signal qui annonce son apparition, engendre un mécanisme de frustration (frustrative non-reward) qui incite les sujets à éviter l'audition du stimulus sonore.

Cette hypothèse a été testée en obligeant les Inséparables à associer répétitivement un stimulus sonore artificiel à l'apparition de l'image de l'oiseau dans la glace sans tain. Il apparaît que seuls les oiseaux qui se sont montrés capables d'apprendre la séquence comportementale qui leur permet d'accéder au stimulus visuel évitent le stimulus auditif lorsqu'il est présenté seul et de manière continue. Cette expérience montre qu'un processus de conditionnement peut effectivement modifier la valeur d'un stimulus auditif et confirme donc la vraisemblance du mécanisme proposé plus haut. Chez un autre psittacidé, la perruche ondulée (Melopsittacus undulatus), Ginsburg (1960) a d'ailleurs mis en évidence un phénomène qui corrobore également cette hypothèse. Cet auteur a en effet montré que le fait de faire suivre un type particulier de vocalisation qui n'est normalement pas associé avec la prise de nourriture: le "gazouillis" (chirp) par un renforcement alimentaire fait augmenter la fréquence d'émission de ce cri. Dans ce cas également, un conditionnement a donc modifié la signification du signal auditif. L'existence d'un tel processus permet sans aucun doute d'expliquer l'ontogenèse de la reconnaissance acoustique individuelle et peut-être dans une certaine mesure l'acquisition de la valeur attractive générale du cri de contact. Le fait que l'on puisse obtenir ce type de résultat avec un stimulus totalement artificiel montre que l'Inséparable est une espèce qui présente, de ce point de vue, une relative souplesse.Il est probable cependant que la valeur globale des vocalisations dépende aussi d'autres mécanismes et, entre autres, de facteurs génétiques. L'absence de discrimination entre "V" et "V + S" observée dans la deuxième expérience du chapitre IV va dans ce sens et suggère que les

caractéristiques acoustiques du signal ne sont pas totalement indifférentes. Ceci nous avait amené, à la fin de cette première partie, à évoquer la possibilité de l'intervention de deux mécanismes différents dans le développement de la signification des vocalisations. En premier lieu, on peut envisager un processus d'apprentissage qui permet à l'oiseau d'associer un stimulus auditif, une réponse locomotrice et un agent renforçateur visuel. L'acquisition de la reconnaissance acoustique individuelle est certainement un bon exemple de ce premier processus. En second lieu, l'absence de choix entre "V" et "V + S" évoquée ci-dessus permet de penser qu'un deuxième processus, très précoce, fortement dépendant du génome et, pour certaines espèces ou peut-être pour toutes, dépendant également de stimulations pré- ou périnatales, agit sur les phénomènes maturationnels.

Les principaux résultats chez le jeune nidifuge

Les expériences réalisées sur une espèce nidifuge dans la deuxième partie de ce travail nous ont permis d'aborder l'étude du problème de l'évolution ontogenètique de la valeur attractive générale des vocalisations. Comme précédemment, nous avons voulu étudier, parallèlement aux stimulus auditifs, les réactions des sujets à la présentation de stimulus visuels spécifiques. C'est ainsi que nous avons pu mettre en évidence la forte valeur appétitive de la vision d'un congénère dans un miroir. Un poussin isolé manifeste donc, comme l'Inséparable adulte, un besoin de contact social qui est satisfait par l'apparition du congénère. Ici encore, la présentation simultanée des stimulus auditifs et visuels constitue un stimulus plus appétitif que la seule vision de l'image.

Les résultats qui concernent les stimulus auditifs sont profondément différents de ceux enregistrés chez l'Inséparable. En effet, contrairement à ce qui se passe chez cette dernière espèce, les vocalisations constituent un agent renforçateur et ne sont pas évitées lorsqu'elles sont présentées de manière continue. En outre, en dépit de leur caractère attractif, elles semblent n'intervenir que très peu dans les relations sociales entre jeunes. Enfin, il semble difficile, sinon impossible, de réaliser une association active (c'est-à-dire une

association qui implique la réalisation d'une séquence comportementale) entre un stimulus sonore artificiel et l'agent renforçateur visuel. Le processus dont dépend l'ontogenèse de la signification de ces cris est donc probablement différent de celui que nous avons évoqué plus haut et il est vraisembable que l'influence du génome se fasse ici sentir plus fortement. A ce titre, la préférence spontanée pour le stimulus sonore de 500 Hz est révélatrice. En effet, qu'elle soit le reflet d'une meilleure perception de certaines fréquences ou d'une réelle programmation d'une réponse motrice en réaction à l'audition de certaines caractéristiques acoustiques, elle traduit l'influence des prédispositions génétiques; c'est sans aucun doute l'absence de tout autre paramètre acoustique normalement déterminant, tels le rythme ou la modulation de fréquence, qui permet l'expression de cette "préférence" pour une fréquence pure faisant partie du répertoire maternel.

On ne peut cependant pas exclure totalement qu'un processus de conditionnement vienne se surajouter et permette, comme chez l'Inséparable, d'associer certains types de vocalisations aux caractéristiques visuelles des partenaires. Ce mécanisme permettrait d'expliquer que les vocalisations assurent quand même l'identification du groupe. Toutefois, cette notion est à envisager avec prudence. En effet, cette reconnaissance des partenaires du groupe pourrait être favorisée également par l'expérience prénatale, c'est-à-dire ici par l'audition des cris des autres embryons au cours des derniers jours de l'incubation, audition qui "sensibiliserait" le système nerveux à certaines caractéristiques acoustiques des cris. Le fait que des stimulations prénatales, réalisées avec un son pur de 1000 Hz, puissent modifier temporairement le choix spontané entre deux stimulus sonores artificiels, en faveur de celui entendu au cours de la phase tardive de l'embryogenèse, montre que ceci n'est pas à exclure. En fait, le chapitre V montre bien que l'influence de la stimulation prénatale résulte essentiellement de l'association de ces stimulations avec des modifications de l'environnement des embryons. Si, dans l'ontogenèse de la signification des vocalisations, interviennent des processus de conditionnement, ceux-ci semblent donc plus faciles durant la période embryonnaire qu'après l'éclosion.

Certes, ces expériences de stimulation prénatales ont été réalisées avec un son pur de 1000 Hz, totalement artificiel, et ne tiennent pas compte des caractéristiques normales des vocalisations, mais elles n'en sont que plus révélatrices de la vraisemblance de ces mécanismes. Ainsi que cela a déjà été évoqué, il est donc vraisemblable que la reconnaissance des partenaires du groupe résulte davantage d'un apprentissage réalisé durant la période prénatale que d'un conditionnement intervenant après l'éclosion. Ceci pourrait expliquer la non reconnaissance des vocalisations d'un congénère en particulier et, au contraire, l'identification du groupe considéré comme une entité supra-individuelle. Ceci est peut-être à mettre en relation avec le fait que les vocalisations jouent un faible rôle dans les interactions entre jeunes.

Cet effet différé des stimulations prénatales, tout comme les constatations de Gottlieb chez le caneton, vont à l'encontre de ce qu'affirmait Lorenz (1970) sur l'impossibilité pour "un organisme en train de croître d'acquérir des renseignements sur des données qui ne se rencontreront que plus tard". Dans le même ordre d'idée, on peut se demander si la seule conséquence de l'audition du gazouillis des congénères est une réponse locomotrice d'approche. On sait en effet que le cri maternel possède une valeur apaisante au cours des interactions entre adultes (Guyomarc'h, 1972). Il est possible que la situation de confort à laquelle le gazouillis est associé (présence rassurante des autres jeunes) contribue à donner une valeur apaisante à son homologue adulte: le cri maternel. Il se pourrait donc que ces cris, qui semblent n'avoir qu'une faible valeur communicative dans leur version juvénile, aient, en raison de ces associations précoces, et ainsi que le suggérait Guyomarc'h (1974), un rôle réel dans les interactions entre adultes (en plus bien sûr de son rôle dans les relations mère-jeunes). Selon cette hypothèse, les cris de confort juvéniles pourraient avoir des conséquences "masquées" dont les effets seraient différés jusqu'à l'âge adulte.

Quoiqu'il en soit, le poussin apparaît comme une espèce dont les comportements sont plus figés que ceux de l'Inséparable. Cette plus grande rigidité correspond peut-être à la faible valeur des vocalisations des poussins dans les relations entre jeunes, mais elle

peut aussi refléter une moins grande évolution du système nerveux central, ces deux éléments pouvant d'ailleurs être liés. Cette dernière éventualité sera examinée plus loin.

L'ensemble de ce travail fait apparaître que les facteurs qui interviennent dans l'ontogenèse de la valeur attractive des vocalisations sont différents selon le niveau que l'on considère. C'est l'utilisation de deux espèces, très éloignées sur le plan phylogénétique, qui a permis de révéler ces différences. En effet, ces deux espèces ont un comportement social très différent et, en particulier, la place de la reconnaissance individuelle des partenaires semble extrêmement réduite chez le poussin, au contraire de ce qui se passe chez l'Inséparable adulte. Cette différence nous a permis d'avoir une approche relativement indépendante des deux niveaux décrits dans l'Introduction, à savoir: 1) les mécanismes qui déterminent la valeur attractive globale des vocalisations et 2) les mécanismes qui permettent d'affiner cette valeur pour permettre l'adaptation des réponses au contexte et en particulier à l'identité de l'émetteur. Toutefois, nos résultats montrent bien que la dichotomie entre les processus qui interviennent dans l'ontogenèse de ces deux niveaux n'est pas complète et que ceux-ci entrent en interaction.

Ces résultats apportent sans aucun doute des éléments de réponses à un certain nombre de problèmes, mais ils posent aussi de nouvelles questions que nous avons voulu examiner ici. En premier lieu, on peut se demander si la souplesse des réactions mise en évidence chez l'Inséparable se retrouve chez d'autres espèces. Ceci revient à se demander si l'hypothèse de la frustration que nous avons proposée pour expliquer l'évitement des cris de contact chez l'Inséparable peut s'appliquer à d'autres travaux et permet d'expliquer les résultats obtenus par certains auteurs avec d'autres types de vocalisations. Ceci nous a par la suite amené a réfléchir sur ce qu'apporte la notion de signal conditionné à l'interprétation des mécanismes impliqués dans l'ontogenèse de la reconnaissance individuelle. Les résultats obtenus chez le poussin nous ont enfin incité, d'une part à essayer de

résoudre la contradiction entre ces données et celles obtenues chez l'adulte et, d'autre part à les réinterpréter dans le cadre de l'attachement social.

L'HYPOTHESE DE LA FRUSTRATION

Nous avons admis que la valeur individuelle des vocalisations était due à un conditionnement qui leur confère une valeur de signal. Ceci a pour résultat, dans un contexte qui n'autorise pas l'apparition du congénère, le développement d'un comportement qui permet aux oiseaux de se soustraire à l'audition de ces vocalisations. Cet évitement est donc, dans une certaine mesure, le reflet des capacités d'apprentissage des oiseaux. Une procédure du type de celle que nous avons utilisée constitue probablement un bon moyen d'aborder ce problème de l'affinement des réponses, affinement qui permet de les adapter au contexte.

Le cas du chant des passereaux

Plusieurs auteurs ont déjà placé des oiseaux dans des situations dans lesquelles une réponse opérante permet de déclencher l'audition des partenaires. Ces expériences, réalisées dans un but totalement différent de celui que nous poursuivons, nous fournissent cependant quelques données sur des espèces différentes de celles que nous avons étudiées. C'est ainsi que l'existence d'un phénomène d'apprentissage de la structure physique du chant chez les passereaux a conduit Stevenson (1967) puis Hinde (1970) a émettre l'hypothèse que l'audition d'un modèle vocal, le chant des parents, mémorisé durant les premiers mois de la vie, possède des propriétés renforçatrices positives. Ce sont ces propriétés qui conduiraient l'oiseau à émettre un chant qui tend de plus en plus à ressembler au modèle mémorisé. Stevenson (1967, 1969), Stevenson-Hinde (1972) et Stevenson-Hinde et Rooper (1975) ont testé cette hypothèse en plaçant des pinsons des arbres mâles (Fringilla coelebs) dans une situation de conditionnement opérant comparable à celle que nous avons utilisée avec les Inséparables. Il est apparu que, dans ces conditions,

l'audition du chant spécifique fait très faiblement augmenter la fréquence de la réponse opérante. L'audition du chant constitue donc un stimulus appétitif, mais considérablement moins efficace qu'un stimulus plus traditionnel tel la nourriture par exemple (Stevenson-Hinde, 1973). En outre, l'effet de cette audition dépend de l'état hormonal de l'oiseau: une injection de testostérone augmentant légérement la fréquence de la réponse opérante (Stevenson-Hinde,1972). Des résultats semblables ont été obtenus avec des femelles de pinsons ayant également reçu une injection de testostérone (Kling et Stevenson-Hinde, 1977). Dans des conditions comparables, Pétrinovich, Yoder et Dobson (1972) ont obtenu des résultats totalement différents chez le Pinson à couronne blanche (Zonotrichia leucophrys). En effet des oiseaux de cette espèce, placés dans une situation de conditionnement opérant, évitent de manière très marquée l'audition du chant spécifique. Selon Dobson et Pétrinovich (1973) la différence de comportement observée dans les expériences de Stevenson et dans leurs propres expériences pourrait être due à l'utilisation d'espèces différentes. En fait, s'il est effectivement prudent de tenir compte de cette possibilité, il nous paraît plus intéressant de comparer les situations expérimentales: l'analyse des procédures révèle en effet une différence importante entre ces deux séries d'études. C'est ainsi que Stevenson isole les oiseaux sujets de ses expériences dans des cages insonorisées pendant toute la durée du test, soit trois semaines (Stevenson, 1967). Au contraire, Pétrinovich et ses collaborateurs (1972) ne placent leurs sujets dans la cage expérimentale que durant une demi-heure par jour, chaque sujet étant remis dans une volière en compagnie d'un congénère dès la fin de la séance expérimentale. Ce facteur semble jouer un rôle important puisque Dobson et Pétrinovich (1973) ont pu montrer que le fait de placer des Pinsons à Couronne Blanche dans une situation expérimentale analogue à celle utilisée par Stevenson, c'est-à-dire impliquant un isolement prolongé, n'induit plus un évitement. Dans ces conditions, on constate une brève augmentation de la fréquence de la réponse opérante suivie d'une diminution. L'audition du chant spécifique n'apparaît donc pas comme un agent renforçateur chez cette espèce, mais il est clair que les conditions expérimentales influent sur le comportement des oiseaux.

La théorie de la frustration permet peut-être d'envisager une interprétation différente 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 Pétrinovich, Yoder et Dobson (1972) où, après chaque séance expérimentale, le sujet bénificie d'un contact prolongé avec un partenaire et peut de nouveau associer le signal et l'agent renforçateur. Au contraire, dans les cas décrits par Stevenson-Hinde (1967, 1969, 1972, 1975) et par Dobson et Pétrinovich (1973), la diffusion du signal constitue le seul contact extérieur. On peut envisager que les conditions particulières d'isolement social prolongé et de privation sensorielle partielle dans lesquelles sont placés ces oiseaux modifie leur niveau de motivation. L'audition du chant n'apparaîtrait comme un agent renforçateur positif que dans cette situation précise et l'on peut se demander si cet effet est lié au caractère spécifique du stimulus ou simplement à l'obtention d'une stimulation quelconque. Un phénomène de ce type a déjà été décrit chez des singes placés en condition d'isolement sensoriel. Butler (1958) 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, qu'elle soit visuelle ou auditive.

Les cris sont-ils des stimulus aversifs?

Hormis le chant, il n'existe à notre connaissance que trois autres types de signaux qui aient ainsi été testés dans une situation de conditionnement opérant. Deux de ces signaux: le cri de harcèlement des prédateurs (mobbing call) émis par le pinson lors de l'approche agressive d'un prédateur et le cri de détresse du choucas (Corvus monedula) présentent un caractère aversif évident et sont assez logiquement évités. Il est cependant intéressant de remarquer que, tant Thompson (1969) pour le cri de harcèlement que Morgan et Howse (1973, 1974) pour le cri de détresse, signalent que l'audition de ces signaux provoque une réponse d'approche vers la source sonore. Ces

auteurs évoquent la possibilité que ces cris possèdent à la fois des propriétés appétitives et aversives. En particulier, chez le pinson, il n'est pas exclu que la vision du prédateur déclenchant la réponse agressive constitue le renforcement de celle-ci (Thompson, 1969). Un fait comparable a déjà été mis en évidence chez le poisson combattant (Betta splendens) par Thompson (1963). Il est donc difficile de dire si ces cris sont évités en raison de leur connotation négative ou si leur évitement est lié aux conditions expérimentales, en particulier à l'impossibilité d'effectuer la réponse locomotrice normale. Dans ce cas, ce comportement entrerait dans le cadre de notre hypothèse. Il est intéressant de remarquer ici que Morgan et Howse (1973) signalent que certains de leurs sujets n'évitent pas le cri de détresse et évoquent à ce propos le fait que l'histoire et les conditionnements antérieurs de leurs oiseaux ne sont pas connus. Le problème de l'acquisition de la valeur informative de ces signaux reste donc posé.

La troisième étude est celle menée sur le Bouvreuil (Pyrrhula pyrrhula) par Wilkinson en 1979. Cet auteur a analysé le comportement de cet oiseau en réponse à la diffusion de deux cris différents: un cri de contact émis avant le rétablissement du contact avec les autres membres de l'espèce et un cri de détresse. En dépit du fait que le taux d'appui sur le perchoir renforcé par le cri de contact soit constamment inférieur à celui réalisé sur un perchoir neutre, Wilkinson conclut à une valeur appétitive de ce stimulus. Pour ce qui concerne les cris de détresse, les résultats de Wilkinson montrent une diminution, non significative, du nombre d'appuis sur le perchoir renforcé par l'audition de ce cri; au terme de l'expérience, les nombres d'appuis sont identiques sur les deux perchoirs. L'extinction ne change rien au comportement des oiseaux dans aucune de ces expériences. En fait ces derniers résultats sont peu démonstratifs et n'apportent rien à l'étude de ce problème.

En conclusion, il semble que l'hypothèse de la frustration puisse s'appliquer à d'autres signaux que le cri de contact de l'Inséparable. En particulier, le chant, dont certaines fonctions présentent des caractéristiques communes avec celles remplies par le cri de contact (maintien de la cohésion du couple par exemple), semble également, dans certains cas, jouer le rôle d'un signal conditionné. Cet

apprentissage de la valeur du signal auditif constitue probablement un élément essentiel dans l'évolution ontogenètique de la reconnaissance acoustique individuelle.

LE PROBLEME DE LA RECONNAISSANCE ACOUSTIQUE INDIVIDUELLE

Une abondante littérature montre que les oiseaux sont capables d'effectuer une discrimination acoustique entre des congénères familiers et des congénères inconnus (voir l'introduction). Falls, dans sa revue de 1982, décrit trois types de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. Selon cet auteur, ce phénomène se manifesterait en effet entre les membres d'un même couple, entre les parents et les jeunes et, chez les passereaux, entre des mâles propriétaires de territoires voisins. Nos résultats confirment cette possibilité d'une reconnaissance chez les deux espèces que nous avons étudiées et montrent que l'on peut ajouter une quatrième catégorie, celui de la reconnaissance des membres d'un même groupe social. Mundiger (1970) avait déjà évoqué un phénomène de ce genre chez les passereaux. Les travaux de cet auteur sont particulièrement intéressants car ils mettent en évidence, parallèlement à la reconnaissance acoustique, une évolution, dans le sens d'une convergence, de la structure physique des cris de contact. Ceci montre donc bien que cette reconnaisance individuelle des congénères se construit progressivement. Un autre exemple de cette construction progressive est donné par les espèces qui chantent en duo. Il a été établi depuis longtemps que ces duos contribuent au maintien de la cohésion du couple (voir en particulier Thorpe, 1972, Farabaugh, 1982) et il semble bien que l'apprentissage de cette mélodie, émise en commun, contribue de manière essentielle à la formation du couple (Thorpe et North, 1965, 1966, Farabaugh, 1982).

Deux hypothèses principales

Deux types de mécanismes: l'apprentissage associatif et l'habituation, ont été avancées pour expliquer l'ontogenèse de la reconnaissance individuelle entre parents et jeunes d'une part et entre passereaux mâles d'autre part. Nos propres résultats qui

concernent, au moins pour la première partie de ce travail, l'identification du partenaire du couple et, dans une certaine mesure celle du partenaire du groupe, vont plutôt dans le sens d'une interprétation en termes d'apprentissage associatif. La reconnaissance du groupe, mise en évidence par le travail sur le poussin, s'apparente probablement aussi à un mécanisme de ce type. Ces éléments nous ont incité à revoir un certain nombre de données de la littérature concernant ce problème. Nous examinerons donc successivement l'identification acoustique entre mâles chez les passereaux puis celle entre les parents et les jeunes et nous tenterons de cerner l'intérêt de chacune des deux hypothèses évoquées plus haut.

Chez les passereaux chanteurs, on sait depuis longtemps que l'intensité des réponses agressives diminue au cours de la saison de reproduction (voir par exemple: Lack et Lack, 1933; Tinbergen, 1939; Falconer,1941). Pour ce qui concerne plus spécifiquement les vocalisations, cette diminution a été montrée expérimentalement par Falls (1969), Verner et Milligan (1971), Petrinovich et Peeke (1973). Brooks et Falls (1975a) et Falls et Brooks (1975) ont montré que cette diminution de la réponse agressive n'est véritablement marquée que dans le cas de l'audition du chant du mâle voisin. Il y a en effet peu de changement de ces réponses lors de l'audition du chant d'un mâle inconnu et la différence entre l'intensité des réponses à ces deux chants augmente au cours de la saison de reproduction. Cette diminution, spécifique, des réponses au chant de l'oiseau connu, présente un caractère adaptatif évident, puisqu'elle réduit le temps passé à affronter des oiseaux qui ne représentent qu'une menace potentielle faible, pour focaliser les comportements agressifs vers les mâles étrangers (voir Weeden et Falls,1959; Falls,1969; Emlen,1971). Ces derniers représentent en effet une menace plus importante et on sait en particulier que lors de la vacance d'un territoire précédemment occupé, les mâles voisins ne modifient pas leurs frontières et c'est alors souvent un mâle étranger qui occupe le territoire (Brooks et Falls, 1975a).

L'hypothèse de l'habituation

Pour expliquer cette diminution de la réponse agressive, plusieurs auteurs ont évoqué un mécanisme d'habituation (Petrinovich et Peeke, 1973; Brooks et Falls,1975 a et b; Petrinovich et Patterson,1979, 1980). Ces auteurs, d'une manière générale, suivent la définition de l'habituation donnée par Thorpe en 1956. Selon celui-ci, l'habituation est définie comme étant la diminution graduelle d'une réponse lors de la présentation répétitive d'une stimulation, jamais suivie d'un renforcement, qu'il soit de caractère appétitif ou aversif. L'habituation est spécifique au stimulus considéré et la présentation d'un autre stimulus légérement différent du premier ramène la réponse au niveau primitif. Ce caractère spécifique montre que ce phénomène n'est pas dû à une fatigue de l'organisme ni à une adaptation sensorielle. Cette dernière caractéristique ne fait cependant pas l'unanimité et Thon (1987) signale que de nombreux auteurs, contrairement aux éthologistes, considèrent que le processus de l'habituation est généralisable à d'autres stimulus. La question se pose de savoir si ces auteurs parlent du même phénomène.

Dans une importante série expérimentale, Petrinovich et Patterson (1979, 1980, 1981, 1982) et Patterson et Petrinovich (1979) ont testé cette hypothèse de l'habituation lors de l'audition répétitive du chant spécifique chez le Pinson à couronne blanche (Zonotrichia leucophrys). Ceci leur a permis de confirmer la spécificité de la diminution de la réponse agressive à l'audition du chant d'un individu connu (mâle propriétaire d'un territoire voisin). Par contre, le comportement observé ne présente pas toutes les caractéristiques de l'habituation telles qu'elles sont généralement décrites, en particulier l'absence de récupération spontanée pose un problème.

Bien que d'une manière générale, ces expériences menées sur le problème de la reconnaissance acoustique de l'oiseau voisin chez les passereaux, aient été réalisées dans le milieu naturel, elles présentent pour l'oiseau un caractère inhabituel qui fausse sans aucun doute les résultats et oriente les conclusions que l'on peut en tirer. En effet, dans toutes ces expériences, l'oiseau émetteur est remplacé par un haut-parleur qui ne présente évidemment ni les caractéristiques

ni le comportement spécifiques. Face à ce stimulus partiellement vidé de son sens, il est possible qu'un processus d'habituation se développe, mais il est probable alors que ce processus soit fortement dépendant des conditions particulières à ce type d'expérimentation. On peut donc se demander si cette hypothèse apporte une véritable explication à ce qui se passe dans les conditions naturelles. Comme le font remarquer King et West (1984), le fait d'étudier le chant des oiseaux indépendamment de l'émetteur ou du receveur est certainement très instructif, mais aucune analyse ne peut réellement se substituer à la prise en compte de l'animal dans sa globalité. Dabelsteen (1982, 1984) précise d'ailleurs l'importance des éléments de l'environnement et montre qu'il est difficile de comparer les différentes expériences sans une exacte connaissance de ces facteurs. Ceci ne remet évidemment pas en cause l'intérêt des études expérimentales qui apportent des renseignements irremplaçables; ainsi, Aubin (1981, 1982) et Kreutzer (1985) analysent efficacement le décodage des signaux vocaux en quantifiant, grâce à la mesure de cette diminution des réponses, la réactivité des oiseaux à différents types de syntaxe. Ces remarques incitent cependant à prendre en compte "l'histoire" de l'oiseau avant de ressituer ces données dans un contexte plus général.

Les études de Petrinovich et Patterson ont pourtant le mérite de se rapprocher des conditions naturelles. En effet, dans leur première étude (1979), ces auteurs ont pris la précaution de mesurer plusieurs types de comportements, à la fois chez le mâle et chez la femelle. Ils ont ainsi pu mettre en évidence que toutes les réponses quantifiées n'évoluent pas de la même manière et qu'elles sont dépendantes à la fois du sexe et du stade auquel en sont les oiseaux dans le cycle reproducteur (couvaison, nourrissage ou jeunes sortis du nid). La volonté de se placer dans des conditions expérimentales plus proches des conditions naturelles a également conduit Petrinovich et Paterson (1980) à établir une relation de cause à effet entre la réponse vocale du mâle et la diffusion du stimulus. Ceci n'a pas eu l'effet, attendu, d'augmenter le niveau de réponse des mâles. En fait, le principal résultat réside en la démonstration d'un "effet d'état", c'est-à-dire d'une différence de réactivité entre les mâles très actifs et les mâles moins actifs. Petrinovich et Patterson

considèrent que cet effet d'état est plus qu'une variable gênante et mérite d'être étudié pour lui même. Quoiqu'il en soit, l'hypothèse d'une habituation au stimulus produit par le ou les voisins apparaît insuffisante.

L'hypothèse de l'apprentissage associatif

En fait, et c'est une deuxième objection importante aux conclusions tirées de ces travaux, il semble que les différents auteurs ayant étudié ce problème de la reconnaissance individuelle l'aient fait en négligeant l'expérience antérieure de l'oiseau. Or, on sait qu'au début de la saison de reproduction les mâles établissent des territoires et les défendent physiquement contre les intrusions des autres mâles de l'espèce. Au cours de ces combats qui, au début, sont relativement fréquents avec les mâles voisins, se produisent également des échanges vocaux. L'association répétitive de ces vocalisations avec les congénères les plus proches contribuent à identifier ceux-ci. Petit à petit, les oiseaux établissent des limites territoriales et les combats diminuent en nombre et en intensité. A ce moment, les mâles propriétaires de territoires voisins ne représentent plus qu'une menace potentielle faible et l'audition de leur chant ne nécessite de la part des autres mâles que l'affirmation d'une présence, ce qui se fait, le plus souvent, également par l'émission d'un chant. Au contraire, l'audition du chant d'un mâle inconnu représente une menace potentielle importante puisqu'aucune limite territoriale n'a été établie avec cet oiseau. Il importe donc pour le propriétaire d'un territoire de réagir vigoureusement. La valeur des chants produits par les mâles voisins n'est donc pas indépendante des interactions que le sujet peut avoir avec ceux-ci. Le chant connu est identifié parce qu'il présente des caractéristiques acoustiques bien définies (voir par exemple Brooks et Falls 1975b, Kreutzer,1985). Par contre, l'intensité des réponses agressives qu'il déclenche dépend surtout du contexte dans lequel il est émis, en fait essentiellement de la localisation de la source sonore (Falls et Brooks, 1975, Wiley et Wyley, 1977). C'est ainsi qu'un chant connu et ne déclenchant que des réponses modérées lorsqu'il est émis à l'endroit habituel, déclenche des réponses violentes, identiques à

celles provoquées par le chant d'un mâle inconnu, lorsqu'il est diffusé à partir d'un endroit inhabituel par rapport aux frontières établies. En outre, il semble que les oiseaux soient capables de déterminer la position du mâle voisin en train de chanter: à l'intérieur ou à l'extérieur des frontières de son territoire (Richards, 1981). Ceci suppose la capacité d'estimer la distance qui le sépare de l'oiseau émetteur. Cette estimation se ferait grâce à l'analyse de la dégradation du chant lors de sa propagation dans l'environnement végétal. Il est probable que, pour cette analyse, l'oiseau utilise un modèle interne, mémorisé, servant de référence et permettant ainsi de quantifier cette dégradation (Morton, 1982). Le contexte spatial constitue donc un élément déterminant, dont les caractéristiques sont apprises au cours des interactions avec les voisins. Dans ce cadre, l'intensité des réponses n'apparaît pas, dans les conditions naturelles, déterminée uniquement par les caractéristiques acoustiques du chant ou par le caractère répétitif de sa présentation, mais aussi par le contexte dans lequel il est émis. En particulier, la présence ou les réactions des congénères semblent des éléments déterminants. Nos propres résultats, qui montrent que les Inséparables sont capables d'associer un stimulus auditif à un stimulus visuel spécifique, vont d'ailleurs dans ce sens. En outre, il est intéressant de constater que les Inséparables, dans nos expériences, comme les Pinsons à couronne blanche de Pétrinovich, Yoder et Dobson (1972), évitent les vocalisations spécifiques de manière durable. Le fait que, dans ce type de situation, il n'y ait pas d'habituation, est peut-être à mettre en relation avec l'impossibilité d'accomplir la réponse opérante d'approche. Tout ces éléments permettent donc de penser que, pour une part au moins, le chant des passereaux a également acquis une valeur de signal par un processus de conditionnement associant la stimulation auditive à un certain nombre de paramètres fournis par l'environnement et, en particulier, par les congénères et leurs réactions.

Pour expliquer cette capacité à identifier un individu et la modulation des réponses qui lui est liée, il nous paraît plus intéressant, plutôt que d'invoquer ce mécanisme d'habituation,

d'envisager que cette diminution de la réponse d'approche, spécifique au chant connu, reflète une discrimination entre deux stimulus auditifs, qui permet aux oiseaux d'adapter leurs réponses au contexte. Ce contexte est bien sûr déterminé par l'environnement paysager mais aussi par les réponses émises par les congénères. Celles-ci peuvent varier en fonction du cycle reproducteur ainsi que l'ont bien montré Petrinovich et Patterson (1979); les oiseaux apprennent donc à adapter en permanence leurs réponses à leur environnement. Il nous paraît donc plus justifié d'envisager que la capacité qu'ont les oiseaux de reconnaitre acoustiquement certains de leurs congénères résulte d'un apprentissage associant progressivement certaines vocalisations, dont les caractéristiques varient légèrement d'un individu à l'autre, avec les caractéristiques visuelles ou spatiales propres à chaque congénère.

Les résultats qui concernent la reconnaissance parents-jeunes confortent cette hypothèse. Dès 1972 en effet, Evans, constatant que la présentation d'un stimulus visuel contribue à maintenir la réponse d'approche de jeunes poussins à l'audition du cri maternel, évoquait la possibilité que l'association (pairing) entre ces deux stimulus soit à la base du processus qui aboutit à la reconnaissance acoustique individuelle de la mère. Evans et Mattson (1972) confirment cette possibilité en montrant que des poussins sont effectivement capables d'effectuer une discrimination entre deux cris maternels spécifiques dont l'un a été associé à un stimulus visuel d'empreinte. Par la suite, plusieurs auteurs ont retrouvé ces résultats chez d'autres espèces: le poussin (Cowan, 1974a, b, Cowan et Evans, 1974), la Bernache du Canada (Branta canadensis: Cowan, 1973) et le goéland à bec cerclé (Larus delawarensis: Evans, 1975, 1977). Toutefois Evans et Cosens (1977) n'ont pas retrouvé cet effet du stimulus visuel chez les jeunes cailles (Coturnix coturnix).

Evans (1973) a également montré que l'audition du "miaulement" (mew call), normalement émis par les parents avant le nourrissage provoque une réponse d'approche chez de jeunes goélands à bec cerclé. L'association de ce cri à un renforcement alimentaire contribue a maintenir cette réponse qui, sinon, diminue d'intensité (Evans, 1980).

Chez le goéland argenté (Larus argentatus), cette réponse d'approche n'est pas "spontanée" et des poussins naïfs peuvent même approcher préférentiellement une source sonore diffusant les cris d'autres espèces de goélands (Evans,1973). L'association des cris spécifiques avec un renforcement alimentaire permet le développement d'une réponse correctement orientée (Evans, 1979). Selon Evans (1986), cette association avec un renforcement alimentaire ou avec l'objet visuel familier pourrait constituer un élément de base pour le dévelopement de la reconnaissance individuelle.

En résumé, il semble que la capacité qu'ont les oiseaux de reconnaitre certains de leurs congénères individuellement, grâce uniquement à leurs vocalisations, résulte essentiellement d'un apprentissage associatif. Il ne s'agit évidemment pas ici de nier l'existence de l'habituation en tant que processus permettant aux organismes de s'adapter à leur environnement,
mais simplement de poser la question de la valeur de l'hypothèse selon laquelle l'habituation constitue un élément déterminant dans le processus qui aboutit à la reconnaissance acoustique individuelle.

En fait, ainsi que nous l'avons signalé plus haut, l'habituation se manifeste par la diminution progressive d'une réponse lorsque le stimulus évocateur est répété sans être jamais renforcé (suivi de conséquences). Il est généralement admis que cette réponse est une réponse inconditionnelle (voir la revue de Thon, 1987), alors que la diminution d'une réponse conditionnée est qualifiée par le terme "extinction". Or, si la composante instinctive est évidente et incontestable dans les productions vocales des oiseaux, on sait que l'environnement social influe de manière déterminante sur cette production et sur son apprentissage. Il est donc difficile, nous en avons déjà fait la remarque, de considérer dans ces conditions la réponse à ces mêmes productions vocales comme totalement inconditionnelle. En fait, toute la question est de savoir ce que représentent les vocalisations d'un congénère pour l'animal recepteur: simple stimulus assimilé à l'oiseau émetteur et qui provoque de manière inconditionnelle une réponse donnée ou, au contraire, signal au moins partiellement conditionné et révélateur d'un certain contexte

appelant une réponse appropriée. On peut se demander si, pour ce qui concerne les vocalisations des oiseaux et en dépit de l'évolution importante des idées en ce domaine, l'utilisation du terme "habituation" dans les situations évoquées ci-dessus ne trahit pas une tendance à favoriser la première hypothèse.

L'ONTOGENESE DE LA REPONSE D'APPROCHE

L'effet le plus constant des stimulations auditives spécifiques semble être une augmentation de l'activité générale. Cette réponse semble inconditionnelle et nous avons enregistré ce changement aussi bien chez le poussin que chez l'Inséparable (avec un effet plus marqué chez les jeunes de cette espèce). Les données de la littérature soulignent d'ailleurs le rôle activateur des stimulations auditives chez les jeunes nidifuges. D'une manière générale, celles-ci augmentent la valeur attractive du stimulus visuel d'empreinte ou permettent le maintien de la réponse de poursuite (Ewing, Ewing et Vanderweele, 1975, Brown, 1977). Il est vraisemblable qu'un tel effet activateur, qui est à l'origine de comportements locomoteurs, constitue un élément essentiel dans l'ontogenèse de la réponse d'approche.

Cet effet ne nous permet cependant pas de dire pourquoi la réponse locomotrice provoquée par les vocalisations est orientée vers la source stimulante. On peut en effet se demander si cette réaction est inconditionnelle ou si, au contraire, elle est le résultat d'un apprentissage.

Cette question de la genèse de la réponse d'approche, qui rejoint celle de l'origine de l'attachement social, revient à s'interroger sur l'hypothèse de Lorenz qui veut que le jeune nidifuge soit guidé vers l'objet maternel correct, dont il ne connaît pas les caractéristiques visuelles, par le déclenchement d'une réponse inconditionnelle d'approche lors de l'audition du cri maternel. On se souvient que pour Skinner (1974) au contraire, ce comportement locomoteur orienté n'est

pas programmé génétiquement, mais que les jeunes nidifuges sont amenés à apprendre la réponse locomotrice correcte, parce qu'ils possèdent la capacité innée d'être renforcés par la réduction ou le maintien de la distance entre eux-mêmes et l'objet d'empreinte. Curieusement, cette hypothèse de Skinner va moins loin dans le sens de l'intervention de l'environnement que celle de Schneirla (1956), pourtant émise vingt ans avant. En particulier, elle néglige en grande partie "l'histoire antérieure" de l'oiseau et notamment son histoire embryonnaire. Pour Schneirla en effet, des comportements tels que par exemple les mouvements du bec de l'embryon, sont des précurseurs de la réponse d'approche qui apparaît après l'éclosion.

Des préférences précoces

En réalité, il semble exister des informations, programmées génétiquement, qui favorisent les réponses locomotrices lors de la perception de certaines caractéristiques des stimulations apportées par les congénères. Ceci est vrai dans le domaine visuel comme l'ont montré les données recueillies par Kovach qui mettent en évidence des préférences spontanées pour certaines couleurs par exemple. Ces préférences peuvent cependant être influencées par les apprentissages post-natals (Kovach, 1983a et b, 1985). Ceci est vrai aussi en ce qui concerne les stimulations auditives. C'est ainsi que Fischer (1972) a montré chez le poussin que des sons purs, de fréquence comprise entre 375 Hz et 625 Hz, sont plus attractifs que des sons de fréquence plus élevée. En outre, Gottlieb (1975a et b) a mis en évidence le rôle des fréquences basses dans l'attractivité du cri maternel. Ces fréquences suffisent à induire les réactions de poursuite chez les canetons naïfs et sont même à l'origine de la confusion que ces canetons font entre le cri spécifique et le cri maternel de poule qui, lui aussi, possède ces fréquences. Gottlieb (1979) a également mis en évidence, chez l'embryon de colvert, une préférence spontanée pour certains rythmes de stimulation acoustique. Nos propres résultats montrent enfin que des poussins, expérimentalement naïfs, sont capables d'apprendre à se diriger dans la direction de la source sonore qui diffuse un son pur de 500 Hz lorsque celle-ci est présentée concurremment avec une source qui diffuse, dans les mêmes conditions

de rythme et d'intensité, un son de 1000 Hz.

La raison de ces préférences précoces est difficile à établir mais il se pourrait que certaines d'entre-elles dépendent d'évènements, internes à l'embryon, et donc difficilement détectables. Ainsi, dans le domaine visuel, Simner (1976a et b, 1977) montre que des poussins, placés dans une situation où ils peuvent observer une lampe clignotante, s'approchent de cette source lumineuse. Toutefois, les rythmes de clignotement ne sont pas tous aussi efficaces et les poussins préfèrent un rythme de 4 allumages par seconde. Selon Simner, cette préférence serait liée à l'analogie de ce rythme avec certains rythmes "internes" tel celui des ondes alpha du cerveau de l'embryon. Ces hypothèses sont difficiles à vérifier, mais elles mettent l'accent sur l'importance de l'environnement embryonnaire dans le déterminisme des comportements post-natals.

Dans le domaine auditif, rien ne permet de faire de semblables hypothèses; quoi qu'il en soit, nous l'avons montré plus haut, les poussins manifestent des préférences nettes et apparemment innées. Elles sont cependant probablement insuffisantes, à elles seules, pour orienter correctement le comportement vers l'objet adéquat. En fait, c'est probablement l'utilisation d'un environnement artificiellement simplifié (comme c'est le cas dans les conditions de laboratoire) qui permet leur expression. Lickliter et Gottlieb (1985, 1986) insistent d'ailleurs sur cet aspect restrictif des expériences menées sur le processus de l'empreinte et démontrent l'importance de l'environnement et, en particulier, des interactions sociales sur le développement de l'attachement social dans les conditions naturelles. C'est ainsi que le phénomène de l'empreinte sur une cane empaillée est fortement influencé par la présence, durant l'entraînement, de canetons, empaillés également. Dans certaines conditions, les jeunes peuvent développer une préférence plus marquée pour leurs "congénères empaillés" du même âge que pour la cane avec laquelle ils ont été entraînés. Nos propres résultats (Chapitres I et II) montrent d'ailleurs que des poussins élevés en groupe développent un attachement puissant pour leurs congénères du même âge. En outre, on sait que ces réponses ne se maintiennent pas lorsqu'aucune stimulation ne vient exciter le système (Gottlieb, 1975c, 1979, Russock et Hale,

1979).

Il est donc probable que la perception des fréquences basses contribue essentiellement à focaliser l'attention du jeune oiseau dans la bonne direction. En effet, le gazouillis et le cri maternel sont associés, durant la période prénatale, à de nombreuses stimulations communes. Si ces stimulations contribuent à conférer une valeur attractive au cri maternel, il est logique qu'elles influent également sur la valeur du gazouillis. Les basses fréquences du cri maternel, qui sont inconditionnellement attractives, assurent probablement l'orientation des préférences vers l'objet le plus écologiquement adapté, cest-à-dire la mère.

Le rôle des stimulations prénatales

Outre les prédispositions génétiques, l'ontogenèse de la réponse d'approche dépend cependant d'autres mécanismes et l'on sait que, parmi ceux-ci, les stimulations prénatales jouent un rôle fondamental. Celles-ci peuvent intervenir à plusieurs niveaux. En premier lieu, elles peuvent entrer en interaction directement avec les processus de maturation nerveuse comme les expériences de Gottlieb l'ont montré. En second lieu, elles peuvent familiariser le jeune nidifuge avec les stimulations (ou avec des stimulations présentant des caractéristiques communes) qu'il rencontrera après l'éclosion. Ceci contribue sans doute à diminuer la peur provoquée par un environnement nouveau, favorisant par là-même l'approche vers ces éléments connus. Enfin, nos expériences l'ont montré, un apprentissage d'une association avec d'autres stimulus (par exemple les stimulations apportées par le retournement de l'oeuf et son réchauffement) est possible pendant les derniers stades de la vie embryonnaire. Ces associations peuvent conférer aux stimulus auditifs la valeur d'agent renforçateur secondaire qui incitera le jeune nidifuge, après l'éclosion, à sélectionner les réponses qui lui en assurent la meilleure perception. Par la suite, ces réponses, lorsqu'elles sont correctement orientées, lui permettent d'obtenir d'autres agents renforçateurs, alimentaires par exemple. Ces renforcements assureront le maintien de ces comportements après l'éclosion. Licklitter et Gottlieb (1986) signalent d'ailleurs que, dans la mesure où le contact

social avec les autres jeunes entrave le développement de la préférence pour la mère, une participation active et continue de celle-ci est nécessaire pour que l'attachement correct puisse se faire et se maintenir.

La réponse d'approche résulte donc d'une interaction continue entre certains éléments programmés génétiquement, l'effet des stimulations prénatales sur le système nerveux et les renforcements apportés par l'environnement, en particulier, dans le cas des nidifuges, par la mère. Les prédispositions génétiques favorisent vraisemblablement la fixation de ces préférences sur l'objet maternel correct, mais la réponse d'approche dépend essentiellement des stimulations que reçoit le jeune organisme en développement, en particulier durant la période embryonnaire. Après l'éclosion, les renforcements apportés par la mère assurent le maintien de l'orientation de cette réponse.

PERSPECTIVES NEUROETHOLOGIQUES

La rigidité avec laquelle le génôme détermine les caractéristiques des stimulus qui provoquent la réponse d'approche varie certainement dans des proportions importantes selon que l'on s'intéresse à des oiseaux nidifuges ou à des oiseaux nidicoles. Chez les premiers, en effet, la capacité de s'orienter correctement dans l'environnement et en particulier de diriger ses activités locomotrices vers l'objet maternel est vitale dès l'éclosion. Le problème ne se pose manifestement pas de la même manière pour les oiseaux nidicoles, et ceci a sans doute eu pour effet de "libérer" les organismes d'une partie de ces contraintes. Nous avons évoqué plus haut (conclusions des première et deuxième parties) la possibilité que les différences observées entre les deux espèces que nous avons étudiées soient le résultat d'une évolution différente du système nerveux. On sait en effet que les psittacidés, comme les passereaux chanteurs, possèdent un système de contrôle des vocalisations très évolué; chez la poule domestique au contraire, certains groupes de

cellules, en particulier au niveau du télencéphale, n'ont pas été mis en évidence (Nottebohm, 1980a). Il s'agit en particulier de l'Hyperstriatum Ventrale pars caudale (HVc), du Robustus archistrialis (RA), de l'Aire X et du nucleus magnocellularis situé dans le néostriatum antérieur (MAN).

Plusieurs de ces groupes de cellules sont impliqués dans les mécanismes de l'analyse auditive (Bottjer, Miesner et Arnold, 1984, Margoliash, 1983, McCasland, 1983, McCasland et Konishi, 1981, Williams et Nottebohm, 1985). Il n'est donc pas exclu que leur absence limite les possibilités évolutives du poussin et explique ainsi la moins grande plasticité comportementale évoquée plus haut. A ce titre, il serait intéressant de savoir si l'aspect "ouvert", que présentent au contraire les processus de décodage de certaines espèces (voir en particulier Kreutzer, 1985), correspond à un développement des capacités perceptives lié à la présence de ces noyaux. Cette possibilité existe et encore une fois on peut regretter l'extrême disproportion entre le nombre d'études réalisées sur l'aspect production vocale et sur l'aspect réception. On sait en effet qu'il existe, chez le canari (Serinus canarius), une corrélation positive entre le nombre de syllabes que peut produire un individu donné et le volume de certains groupes de cellules impliqués dans la commande vocale (HVc et RA: Nottebohm, Kasparian et Pandazis, 1981). Le premier de ces noyaux au moins possède des neurones qui répondent à des stimulations auditives (McCasland et Konishi, 1981). Le même type de relation a été mis en évidence chez le Troglodyte des marais (Cistothorus palustris) chez qui les différentes populations ont des répertoires de tailles différentes (Canady, Kroodsma et Nottebohm, 1984). En outre l'injection de testostérone à une femelle de canari, en même temps qu'elle induit le chant, provoque une augmentation significative du volume de ces groupes de cellules (Nottebohm, 1980b). Enfin, récemment, Brénovich et Arnold (1986) ont étudié la relation entre la taille du répertoire et le volume de certains relais de la commande vocale chez deux espèces de troglodytes très proches phylogénétiquement (Thryothorus rufalbus et T. nigricapillus). Il apparaît qu'ici encore, la richesse de la production vocale est corrélée avec le volume des centres nerveux impliqués dans sa

régulation. En ce qui concerne plus particulièrement l'aspect reception, l'intérêt de cette dernière étude réside dans la démonstration de cette relation au niveau des deux noyaux télencéphaliques précédemment cités, mais aussi au niveau de l'Aire X et du noyau de l'Hypoglosse. Selon Williams et Nottebohm (1985), ce dernier noyau participe à l'analyse des signaux auditifs; quant à l'aire X, son rôle est, à l'heure actuelle, totalement inconnu mais ce noyau reçoit des informations auditives d'un autre centre télencéphalique impliqué dans la commande vocale: l'HVc (voir Delsaut, annexe II). Il est donc probable que les capacités perceptives des oiseaux, dans le domaine de la communication acoustique, soient corrélées aussi avec la complexité des groupes de cellules impliqués dans la commande vocale.

L'hypothèse selon laquelle les processus de décodage et de reconnaissance individuelle pourraient être favorisés par la présence des relais télencéphaliques est vraisemblable et un travail récent va dans ce sens. En effet, selon Margoliash (1986) les cellules auditives de l'HVc répondent préférentiellement aux éléments du propre chant du mâle. Pour cet auteur, cette sélectivité pourrait suffire à différencier les chants appartenant à des dialectes différents. Il est tout à fait probable que l'HVc soit impliqué dans un circuit jouant le rôle de comparateur entre le chant du mâle et celui de ses congénères. Il pourrait donc aussi intervenir dans la reconnaissance individuelle et dans cette analyse de la dégradation évoquée par Richards (1981) et Morton (1982). Dans ce cadre, le fait que le poussin, qui ne possède apparemment pas de structure équivalente à l'HVc, soit cependant capable d'identifier les cris parentaux ou les cris juvéniles provenant de son propre groupe, pose un problème. Il est nécessaire en effet, soit qu'une structure analogue à l'HVc, pas encore mise en évidence, existe dans son cerveau, soit que les mécanismes impliqués dans ce processus soient partiellement différents chez les passereaux et chez les gallinacés. Cette dernière éventualité suppose donc qu'il existe une possibilité de codage et d'analyse dans d'autres structures, éventuellement non télencéphaliques. En fait, il est possible que le développement de ces structures télencéphaliques, chez quelques groupes d'oiseaux, ne soit pas un élément essentiel dans

ce rôle de comparateur mais qu'il reflète une évolution parallèle des productions vocales et de "l'ouverture" des processus de décodage.

La communication vocale chez l'oiseau a surtout été analysée du point de vue de la production des vocalisations. Ces travaux montrent que la frontière entre "l'instinct et l'apprentissage" n'est pas nettement marquée, contrairement à ce qui a longtemps été affirmé. Notre étude, centrée plus particulièrement sur l'animal récepteur, confirme que les processus qui dépendent des informations génétiques et de l'apprentissage interagissent nécessairement. L'étude d'espèces présentant des degrés d'évolution différents, ainsi que le développement des connaissances sur la commande centrale des vocalisations permet d'envisager une meilleure compréhension de l'interaction de ces facteurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBIN, T. (1981)
Etude expérimentale du chant territorial de l'alouette des champs (Alauda arvensis L.). Thèse de 3e cycle de Neurobiologie (Biologie du comportement), Universités de Besançon, Nancy, Strasbourg.

AUBIN, T. (1982)
Habituation au chant territorial chez l'alouette des champs *(Alauda arvensis L.)*, rôle de la diversité et de la monotonie. *Biol. Behav.*, 7, 353-362.

BAPTISTA, L.F. and PETRINOVICH, L. (1984)
Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Anim. Behav.*, 32, 172-181.

BATESON, P.P.G. (1973)
Preferences for familiarity and novelty: a model for the simultaneous development of both. *J. Theor. Biol.*, 41, 249-259.

BATESON, P.P.G. and WAINWRIGHT, A.A.P. (1972)
The effects of prior exposure to light on the imprinting process in domestic chicks. *Behaviour*, 42, 279-290.

BATESON, P.P.G. and REESE, E.P. (1968)
Reinforcing properties of conspicuous objects before imprinting has occured. *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.

BECKER, P.M. (1982)
The coding of species-specific characteristics in bird sounds. *Acoustic Communication in Birds. Vol. I: Production, Perception and Design Features of Sounds*. Academic Press, New York, Pp. 213-252.

BEER, C.G. (1970)
Individual recognition of voice in the social behavior of birds. In D.S. Lehrman, R.A. Hinde and E. Shaw (Eds.), *Advances in the Study of Behavior*, Vol. III. Academic Press, New York, Pp. 27-74.

BEER, C.G. (1975)
Multiple functions and gull displays. In G. Baerends, C. Beer and A. Manning (Eds.), *Function and Evolution of Behaviour*. Essays in Honour of Professor Niko Tinbergen. Oxford University Press, London and New York, Pp. 16-54.

BEER, C.G. (1976)
Some complexities in the communication behavior of gulls. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 280, 413-432.

BOTTJER, S.W., MIESINER, E.A. and ARNOLD, A.P. (1984)
Forebrain lesions disrupt development but not maintenance of song in Passerine birds. *Science*, 224, 901-903.

BRENOVICH, E.A. and ARNOLD, A.P. (1986)
Interspecific comparison of the size of neural song control regions and song complexity in duetting birds: evolutionary implication. *J. Neurosci.*, 6, 2875-2879.

BROOKS, R.J. and FALLS, J.B. (1975a)
Individual recognition by song in the white-throated sparrow. I. Discrimination of song of neighbors and strangers. *Can. J. Zool.*, 53, 879-888.

BROOKS, R.J. and FALLS, J.B. (1975b)
Individual recognition by song in the white-throated sparrow. III. Song features used in individual recognition. *Can. J. Zool.*, 53, 1749-1761.

BROWN, C.P. (1975)
Responsiveness to auditory stimulation in young chicks: modification as a function of auditory experience during rearing. *Anim. Behav.*, 23, 602-608.

BROWN, C.P. (1977)
The role of auditory stimulation in responsiveness in young chicks. *Devel. Psychobiol.*, 10, 33-40.

BUSNEL, R.G. and MEBES, H.D. (1975)
Hearing and communication in birds: the cocktail-party-effect in intraspecific communication of Agapornis roseicollis (Aves, psittacidae). *Life Sci.*, 17, 1567-1570.

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.

CANADY, R.A., KROODSMA, D.E. and NOTTEBOHM, E. (1984)
Population differences in complexity of a learned skill are correlated with the brain space involved. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, (USA), 81, 6232-6234.

CLEMENTS, M. and LIEN, J. (1976)
Paired rotation and auditory stimulation of common murre *Uria aalge aalge,* embryos and its posthatch effect. *Behav. Biol.*, 17, 417-423.

COWAN, P.J. (1973)
Parental calls and the approach behavior of young canada geese: a laboratory study. *Can. J. Zool.*, 51, 647-650.

COWAN, P.J. (1974a)
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.

COWAN, P.J. (1974b)
Synthetic parental calls, auditory discrimination learning and individual recognition by young precocial birds: frequency, intensity and duration. *J. Zool. Lond.*, 172, 317-330.

COWAN, P.J. and EVANS, R.M. (1974)
Calls of different individual hens and the parental control of feeding behavior in young Gallus gallus. *J. Exp. Zool.*, 188, 353-366.

DABELSTEEN, T. (1982)
Variation in the response of freeliving blackbirds *Turdus merula,* to playback of song. I. Effect of continuous stimulation and predictability of the response. *Z. Tierpsychol.*, 58, 311-328.

DABELSTEEN, T. (1984)
Variation in the response of freeliving blackbirds *Turdus merula,* to playback of song. II. Effect of time of day, reproductive status and number of experiments. *Z. Tierpsychol.*, 65, 215-227.

DELSAUT, M.
Syrinx and bird brain. The vocal apparatus and its nervous command. (Soumis pour publication in *Biol. Rev.*).

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. (1977)
Behavioral control by stimulus components of an imprinting object. *Anim. Learn. Behav.*, 5, 153-160.

EISERER, L.A. (1980)
Development of filial attachment to static visual features of an imprinting object. *Anim. Learn. Behav.*, 8, 159-166.

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.

EISERER, L.A. and SWOPE, R.L. (1980)
Acquisition of behavioral control by static visual features of an imprinting object: species generality. *Anim. Learn. Behav.*, 8, 481-484.

EMLEN, J.T. (1971)
The role of song in individual recognition in the indigo bunting. *Z. Tierpsychol.*, 28, 241-246.

EVANS, R.M. (1972)
Development of an auditory discrimination in domestic chicks *(Gallus gallus). Anim. Behav.*, 20, 77-87.

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.

EVANS, R.M. (1979)
Responsiveness of young herning gulls to stimuli from their own and other species: effects of training with food. *Can. J. Zool.*, 57, 1452-1457.

EVANS, R.M. (1980)
Development of individual call recognition in young ring-billed gulls *(Larus delawarensis):*, an effect of feeding. *Anim. Behav.*, 28, 60-67.

EVANS, R.M. (1986)
Responsiveness of young ring-billed gulls to various natural and manipulated adult gull calls. *Anim. Behav.*, 34, 1668-1679.

EVANS, R.M. and COSENS, S. (1977)
Selective control of peep vocalizations by familiar sound in young coturnix quail. *Behaviour*, LXII,35-49.

EVANS, R.M. and MATTSON, M.E. (1972)
Development of selective responses to individual maternal vocalizations in young Gallus gallus. *Can. J. Zool.*, 50, 777-780.

EWING, A.T., EWING, R.W. and VANDERWEELE, D.A. (1975)
Imprinting in quail as a function of pre- and postnatal auditory stimulation. *Psychol. Rec.*, 25, 333-337.

FALCONER, D.S. (1941)
Observations on the singing of the chaffinch. *Br. Birds,* 35, 98-109.

FALLS, J.B. (1969)
Function of territorial song in the white-throated sparrow. In R.A. Hinde (Ed.), *Bird Vocalizations.,* Cambridge Univ. Press, Cambridge, Pp. 207-232.

FALLS, J.B. (1982)
Individual recognition in sounds in birds. In D.E. Kroodsma and E.H. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol. II: Song Learning and its Consequences.,* Academic Press, New York.

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.

FALLS, J.B. and KREBS, J.R. (1975)
Sequence of songs in repertoires of western meadowlarks *(Sturnella neglecta).*, *Can. J. Zool.,* 53, 1165-1178.

FARABAUGH, S.M. (1982)
The ecological and social significance of duetting. In D.E. Kroodsma and E.H. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. II. Song Learning and its Consequences.,* Academic Press, New York.

FISCHER, G. (1972)
Sound stimuli and following in a domestic fowl. *J. Comp. Physiol. Psychol.,* 81, 183-190.

GAIONI, S.J. (1982)
Distress call alternation in peking ducklings *(Anas platyrhynchos).*, *Anim. Behav.,* 30, 774-789.

GAIONI, S.J., APPLEBAUM, S. and GOLDSMITH, J. (1983)
The response of young pecking duckling to sibling distress calls. *Dev. Psychobiol.,* 16, 423-437.

GAIONI, S.J. and EVANS, C.S. (1985)
The role of frequency modulation in controlling the response of mallard ducklings *(Anas platyrhynchos),* to conspecific distress calls. *Anim. Behav.,* 33, 188-200.

GAIONI, S.J. and PLATTE, P.L. (1982)
Sibling interactions in mallard ducklings *(Anas platyrhynchos).*, *Behav. Anal. Lett.,* 2, 189-196.

GINSBURG, N. (1960)
Conditioned vocalization in the budgerigar. *J. Comp. Physiol. Psychol.,* 53, 183-186.

GOTTLIEB, G. (1966)
Species identification by avian neonates: contributory effect of perinatal auditory stimulation. *Anim. Behav.*, 14, 282-290.

GOTTLIEB, G. (1971)
Development of species identification., University Press, Chicago.

GOTTLIEB, G. (1975a)
Development of species identification in ducklings: I. Nature of perceptual deficit caused by embryonic auditory deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 89, 387-399.

GOTTLIEB, G. (1975b)
Development of species identification in ducklings: II. Experiential prevention of perceptual deficit caused by embryonic auditory deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 89, 675-684.

GOTTLIEB, G. (1975c)
Development of species identification in ducklings: III. Maturational rectification of perceptual deficit caused by auditory deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 89, 899-912.

GOTTLIEB, G. (1978)
Development of species identification in ducklings: IV. Change in species-specific perception caused by auditory deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 92, 375-387.

GOTTLIEB, G. (1979)
Development of species identification in ducklings: V. Perceptual differentiation in the embryo. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 831-854.

GOTTLIEB, G. (1980a)
Development of species identification in ducklings: VI. Specific embryonic experience required to maintain species-typical perception in peking ducklings. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 579-587.

GOTTLIEB, G. (1980b)
Development of species identification in ducklings: VII. Highly specific early experience fosters species-specific perception in wood ducklings. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 1019-1027.

GOTTLIEB, G. (1981)
Development of species identification in ducklings: VIII. Embryonic versus postnatal critical period for the maintenance of species-typical perception. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 95, 540-547.

GOTTLIEB, G. (1982)
Development of species identification in ducklings: IX. The necessity of experiencing normal variations in embryonic auditory stimulation. *Dev. Psychobiol.*, 15, 507-517.

GOTTLIEB, G. (1983)
Development of species identification in ducklings: X. Perceptual specificity in the wood duck embryo requires sib stimulation for maintenance. *Dev. Psychobiol.*, 16, 323-333.

GOTTLIEB, G. (1984)
Development of species identification in ducklings: XII. Ineffectiveness of auditory self-stimulation in wood ducklings *(Aix sponsa)*. *J. Comp. Psychol.*, 98, 137-141.

GOTTLIEB, G. (1985)
Development of species identification in ducklings: XI. Embryonic critical period for species-typical perception in the hatchling. *Anim. Behav.*, 33, 225-233.

GOTTLIEB, G. and VANDENBERGH, J.G. (1968)
Ontogeny of vocalization in duck and chick embryos. *J. Exp. Zool.*, 168, 307-326.

GRAY, J.A. (1975)
Elements of a Two-Process Theory Learning., Academic Press, London, New York, San Francisco, Pp. 266-299.

GRIER, J.B., COUNTER, A.S. and SHERRER, W.M. (1967)
Prenatal auditory imprinting in chicken. *Science*, 155, 1692-1693.

GÜTTINGER, H.R. (1979)
The integration of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organization in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. *Z. Tierpsychol.*, 49, 285-303.

GÜTTINGER, H.R. (1981)
Self-differentiation of song organization rules by deaf canaries. *Z. Tierpsychol.*, 56, 323-340.

GÜTTINGER, H.R. (1985)
Consequences of domestication of the song structures in the canary. *Behaviour*, 94, 254-278.

GÜTTINGER, H.R., WOLFFGRAMM, J. and THIMM, F. (1978)
The relationship between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches, and hybrids between the two species. *Behaviour*, LXV, 241-262.

GUYOMARC'H, J.C. (1962)
Contribution à l'étude du comportement vocal du poussin de *"Gallus domesticus"., J. Psychol. Nat. Pathol.*, 3, 283-306.

GUYOMARC'H, J.C. (1965)
Contribution à l'ontogénèse des émissions sonores du poussin: les cris et comportements induits par l'hormone mâle. *Bull. Sco. Sc. Bret.*, 40, 81-93.

GUYOMARC'H, J.C. (1966)
Les émissions sonores du poussin domestique, leur place dans le comportement normal. *Z. Tierpsychol.*, 23, 141-160.

GUYOMARC'H, J.C. (1971)
Les cris maternels et leur ontogénèse. *J. Psychol.*, 3-4, 381-400.

GUYOMARC'H, J.C. (1972)
Les bases ontogénétiques de l'attractivité du gloussement maternel chez la poule domestique. *Rev. Comp. Anim.*, 6, 79-94.

GUYOMARC'H, J.C. (1973)
Rôle de l'autoperception auditive dans l'orientation du choix des poussins sans expérience maternelle. *C.R. Acad. Sci.*, 276, 1717-1720.

GUYOMARC'H, J.C. (1974a)
L'empreinte auditive prénatale chez le poussin domestique. *Rev. Comp. Anim.*, 8, 3-6.

GUYOMARC'H, J.C. (1974b)
Le rôle de l'expérience sur la sémantique du cri d'offrandre alimentaire chez le poussin. *Rev. Comp. Anim.*, 9, 219-236.

GUYOMARC'H, J.C. (1974c)
Les vocalisations des gallinacés. Structure des sons et des répertoires. Ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes.

HEIM, J. and BJERKE, T. (1983)
Skinner about imprinting: an audio-visual test. *Behav. Anal. Lett.*, 3, 231-239.

HESS, E.H. (1973)
Imprinting. Early Experience and the Developmental Psychobiology of Attachment., Van Nos Reinhold C°, New York.

HINDE, R.A. (1970)
Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology. Second Edition, McGraw-Hill, New York, London.

HINDE, R.A. (1974)
Biological Bases of Human Social Behaviour., McGraw-Hill, London.

HOFFMAN, H.S., SEARLE, J.L., TOFFEY, S. and KOZMA, F. (1966)
Behavioral control by an imprinted stimulus. *J. Exp. Anal. Behav.*, 9, 177-189.

HOFFMANN, H.S., SCHIFF, D., ADAMS, J. and SEARLE, J.L. (1966)
Enhanced distress vocalization through selective reinforcement. *Science*, 151, 352-354.

HOFFMANN, H.S., STRATTON, J.W., NEWBY, V. and BARRETT, J.E. (1970)
Development of behavioral control by an imprinting stimulus. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 71, 229-236.

JOHNSTON, T.D. and GOTTLIEB, G. (1981a)
Development of visual species identification in ducklings: what is the role of imprinting? *Anim. Behav.*, 29, 1082-1099.

JOHNSTON, T.D. and GOTTLIEB, G. (1981b)
Visual preferences of imprinted ducklings are altered by the maternal call. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 95, 663-675.

KING, A.P. and WEST, M.J. (1983)
Epigenesis of cowbird song. A joint endeavour of males and females. *Nature*, 305, 704-706.

KING, A.P. and WEST, M.J. (1984)
Social metrics of song learning. *Learn. Motiv.*, 15, 441-458.

KLING, J.W. and STEVENSON-HINDE, J.G. (1977)
Development of song and reinforcing effects of song in female chaffinches. *Anim. Behav.*, 25, 215-220.

KONISHI, M. (1973)
Development of auditory neuronal responses in avian embryos. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 70, 1795-1798.

KOVACH, J.K. (1968)
Spatial orientation of the chick embryo during the last five days of incubation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 66, 283-288.

KOVACH, J.K. (1983 a)
Constitutional biases in early perceptual learning: I. Preferences between colors, patterns, and composite stimuli of colors and patterns in genetically manipulated and imprinted quail chicks *(C. coturnix japonica)., J. Comp. Psychol.*, 97, 226-239.

KOVACH, J.K. (1983b)
Constitutional biases in early perceptual learning: II. Visual preferences in artificially selected, visually naive and imprinted quail chicks *(C. coturnix japonica)., J. Comp. Psychol.*, 97, 240-248

KOVACH, J.K. (1985)
Constitutional biases in early perceptual learning: III. Similarities and differences between artificially selected and imprinted color preferences in quail chicks *(Coturnix coturnix japonica)., J. Comp. Psychol.*, 99, 35-46.

KREUTZER, M. (1985)
Le chant du Bruant zizi (Emberiza cirlus). Codage, Décodage, Evolution., Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI.

KROODSMA, D.E. (1982 a)
Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In D.E. Kroodsma and E.M. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol. II: Song Learning and its Consequences.* Academic Press, New York, Pp. 1-23.

KROODSMA, D.E. (1982 b)
Song repertoires: Problems in their definition and use. In D.E. Kroodsma and Miller E.H. (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol. II: Song Learning and its Consequences.* Academic Press, New York.

KUO, Z.Y. (1932)
Ontogeny of embryonic behavior in Aves: I. The chronology and general nature of the behavior of the chick embryo. *J. Exp. Zool.*, 61, 395-430.

LACK, D.L. and LACH, L. (1933)
Territory reviewed. *Br. Birds*, 27, 179-199.

LAMPRECHT, J. (1985)
Distress call alternation in hand-reared goslings *(Anser indicus):* vocal co-operation between siblings? *Anim. Behav.*, 33, 839-848.

LEPINE, D., ROUANET, H. et LEBEAUX, M.O. (1976)
Manuel d'utilisation du programme VAR3: Analyse de comparaissons systématiques dans un plan à un facteur aléatoire., (Document ronéotypé) Université de Paris V.

LICKLITER, R. and GOTTLIEB, G. (1985)
Social interaction with siblings is necessary for visual imprinting of species-specific maternal preferences in ducklings *(Anas platyrhynchos)., J. Comp. Psychol.*, 99, 37-379.

LICKLITER, R. and GOTTLIEB, G. (1986)
Training ducklings in broods interferes with maternal imprinting. *Dev. Psychobiol.*, 19, 555-566.

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.

LORENZ, K. (1970)
Evolution et Modification du Comportement. L'inné et l'Acquis. Payot, Collection Science de l'Homme, Paris.

MACKINTOSH, N.J. (1974)
The Psychology of Animal Learning. Academic Press, London, New York, San Francisco.

MARGOLIASH, D. (1983)
Acoustic parameters underlying the responses of song specific neurons in the white-crowned sparrow. *J. Neurosci.*, 3, 1039-1057.

MARGOLIASH, D. (1986)
Preference for autogenous song by auditory neurons in a song system nucleus of the white-crowned sparrow. *J. Neurosci.*, 6, 1643-1661.

MARLER, P. (1970)
A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 71, 1-25.

MARLER, P. (1982)
Avian and primate communication: the problem of natural categories. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 6, 87-94.

MARLER, P. and MUNDIGER, P. (1971)
Vocal learning in birds. In H. Moltz (Ed.), *Ontogeny of Vertebrate Behaviour*. Academic Press, London, New York, Pp. 389-450.

MARLER, P. and PETERS, S. (1977)
Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, 198, 519-521.

MARLER, P. and PETERS, S. (1982)
Subsong and plastic song: their role in the vocal learning process. In D.E. Kroodsma and E.M. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol. II: Song Learning and its Consequences*. Academic Press, New York, Pp. 25-50.

MARLER, P. and PICKERT, R. (1984)
Species-universal microstructure in the learned song of the swamp sparrow *(Melospiza georgiana)*, *Anim. Behav.*, 32, 673-689.

MARLER, P. and SHERMAN, V. (1983)
Song structure without auditory feedback: emendations of the auditory template hypothesis. *J. Neurosci.*, 3, 517-531.

MARLER, P. and SHERMAN, V. (1985)
Innate differences in singing behaviour of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Anim. Behav.*, 33, 57-71.

MARLER, P. and WASER, M.S. (1977)
Role of auditory feedback in canary song development. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 8-16.

McCASLAND, J.S. (1983)
Neuronal Control of Bird Song Production. Ph.D. Thesis, Calif. Inst. Technol., Pasadena, California.

McCASLAND, J.S. and KONISHI, M. (1981)
Interaction between auditory and motor activities in an avian song control nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 78, 7815-7819.

MEBES, H.D. (1978)
Pair-specific duetting in the peach-faced lovebird, *Agapornis roseicollis., Naturwissenschaften,* 65, S66.

MEYER, M.E. (1968a)
Light onset or offset contingencies within a simple or complex environment. *J. Comp. Physiol. Psychol.,* 66, 542-544.

MEYER, M.E. (1968b)
The influence of maturation upon sensory reinforced behavior of chicks. *Psychon. Sci.,* 10, 317-318.

MEYER, M.E. and AUGUSTON, S.R. (1969)
Reinforcement and activation of domestic chicks as a function of the intensity of light onset. *Anim. Behav.,* 17, 177-180.

MEYER, M.E. and LIPPMAN, L.G. (1975)
Activation of domestic chicks. *J. Comp. Physiol. Psychol.,* 88, 924-934.

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.

MORTON, E.S. (1982)
Grading, discreteness, redundancy and motivation -structured rules-. In D.E. Kroodsma and E.H. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol.I: Production, Perception and Design Features of Sounds.* Academic Press, New York.

MUNDINGER, P.C. (1970)
Vocal imitation and individual recognition of finch calls. *Science,* 168, 480-482.

MUNDIGER, P.C. (1982)
Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In D.E. Kroodsma and E.H. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol. II: Song Learning and its Consequences.* Academic Press, New York, Pp. 147-208.

NOTTEBOHM, F. (1970)
Ontogeny of bird song. *Science,* 167, 950-956.

NOTTEBOHM, F. (1972)
The origins of vocal learning. *Amer. Nature,* 106, 116-140.

NOTTEBOHM, F. (1980 a)
Brain pathways for vocal learning in birds: a review of the first 10 years. *Prog. Psychobiol. Physiol. Psychol.,* 9, 85-124.

NOTTEBOHM, F. (1980 b)
Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. *Brain Res.*, 189, 429-436.

NOTTEBOHM, F., KASPARIAN, S. and PANDAZIS, C. (1981)
Brain space for a learned task. *Brain Res.*, 213, 99-109.

PARK, T.J. and DOOLING, R.J. (1985)
Perception of species-specific contact calls by budgerigars *(Melopsittacus undulatus)., J. Comp. Psychol.*, 99, 391-402.

PARK, T.J. and DOOLING, R.J. (1986)
Perception of degraded vocalizations by budgerigars *(Melopsittacus undulatus)., Anim. Learn. Behav.*, 14, 359-364.

PARSONS, J. (1971)
Cannibalism in Herring gulls. *Br. Birds*, 64, 528-537.

PATTERSON, T.L. and PETRINOVICH, L. (1979)
Field studies of habituation: II. Effect of massed stimulus presentation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 351-359.

PAYNE, R.B. (1981)
Song learning and social interaction in indigo buntings. *Anim. Behav.*, 29, 688-697.

PETERSEN, M.R. (1981)
Perception of acoustic communication signals by animals: developmental perspectives and implications. In R.N. Aslin, J.R. Albert and M.R. Petersen (Eds.), *Development of Perception*, vol. I. Academic Pres, New York, Pp. 67-109.

PETERSON, N. (1960)
Control behaviour by presentation of an imprinted stimulus. *Science*, 132, 1395-1396.

PETRINOVICH, L. (1985)
Factors influencing song development in the white-crowned sparrow *(Zonotrichia leucophrys), J. Comp. Psychol.*, 99, 15-29.

PETRINOVICH, L. and PATTERSON, T.L. (1979)
Field studies of habituation: I. Effect of reproductive condition, number of trials, and different delay intervals on responses of the White-Growned Sparrow. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 337-350.

PETRINOVICH, L. and PATTERSON, T.L. (1980)
Field studies of habituation: III. Playback contingent on the response of the white-crowned sparrow. *Anim. Behav.*, 28, 742-751.

PETRINOVICH, L. and PATTERSON, T.L. (1981)
Field studies of habituation: IV. Sensitization as a function of the distribution and novelty of song playback to white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 95, 805-812.

PETRINOVICH, L. and PATTERSON, T.L. (1982)
Field studies of habituation: V. Evidence for a two-factor, dual-process system. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 96, 284-296.

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.

RICHARDS, D.G. (1981)
Estimation of distance of singing conspecifics by the carolina Wren. *Auk*, 98, 127-133.

RICHARD, G. (1984)
Histoire des Idées en Ethologie. *Etudes et Analyses Comportementales*, n°3, tome 2 (Publication du Groupe d'Etude du Comportement).

RICHARD, G. (1985)
Histoire des Idées en Ethologie. *Etudes et Analyses Comportementales*, n°4, tome 2 (Publication du Groupe d'Etude du Comportement).

RILLING, M.E., ASKEW, H.R., AHLSKOG, 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.

RUSSOCK, H.I. and HALE, E.B. (1979)
Functional validation of the *Gallus*,chick's response to the maternal food call. *Z. Tierpsychol.*, 49, 250-259.

SCHINDLER, M. (1983)
Die intrafamiliären Abstandsverhältnisse und ihre Auswirkungen auf Gössel und Elternverhalten bei Streifengänsen *(Anser indicus)*. Diplomarbeit, Université de Münich. Cité par Lamprecht (1985).

SCHNEIRLA, T.C. (1965)
Aspects of stimulation and organization in approach/withdrawal processes underlying vertebrate behavioral development. In D.S. Lehrman, R.A. Hinde and E. Shaw (Eds.), *Advances in the Study of Behavior*, vol. 1. Academic Press, New York, Pp. 1-74.

SCOVILLE, R. (1982)
Embryonic development of neonatal vocalization in pecking ducklings. Ph.D. Thesis, University of North Carolina at Chapel Hill.

SEYFARTH, R.M. and CHENEY, D.L. (1980)
The ontogeny of vervet alarm calling behavior: a preliminary report. *Z. Tierpsychol.*, 54, 37-56.

SEYFARTH, R.M., CHENEY, D.L. and MARLER, P. (1980a)
Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Anim. Behav.*, 28, 1070-1094.

SEYFARTH, R.M., CHENEY, D.L. and MARLER, P. (1980b)
Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 210, 801-803.

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

SKINNER, B.F. (1974)
About Behaviorism., Cape, London.

SMITH (1977)
The Behavior of Communication. An Ethological Approach. Harvard Univ. Press, London.

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

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

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 R.A. Hinde and J. Stevenson-Hinde (Eds.), *Constraints of Learning.* 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.

THON, B. (1987)
Préparation à l'action et processus d'acquisition: une approche expérimentale chez l'insecte. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paul Sabatier, Toulouse.

THORPE, W.H. (1956)
Learning and instinct in animals. Methnen, London.

THORPE, W.H. (1972)
Duetting and antiphonal singing in birds: its extent and significance. *Behaviour,* Suppl. n°18.

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 maintening social bonds. *Ibis,* 108, 432-435.

TINBERGEN, N. (1939)
The behaviour of the snow Bunting in spring. *Trans. Linn. Soc. N.Y.*, 5, 1-95.

TSCHANZ, (1968)
Trottellumenen die Entstehung der persönlischen Beziehungen Zwischen Jung Vogel und Eltern. *Z. Tierpsychol. Beiheft,* 4, 1-103. Cité par Clement S.M. et Lien J. (1976).

VERNER, J.I. and MILLIGAN, M. (1971)
Responses of males white-crowned sparrows to play back of recorded song. *Condor,* 73, 56-64.

VIDAL, P. (1976)
Empreinte filiale et sexuelle. Réflexions sur le processus d'attachement d'après une étude expérimentale sur le coq domestique. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes.

WAGNER, A.R. (1969)
Frustrative nonreward: a variety of punishment. In B.A. Campbell and R.M. Church (Eds.), *Punishment and Aversive Behavior.* Appleton-Century Fox, New York, Pp. 157-181..MG-3

WEEDEN, J.S. and FALLS, J.B. (1959)
Differential responses of male overbirds to recorded song of neighboring and more distant individuals. *Auk,* 76, 343-351.

WEST, M.J. and KING, A.P. (1980)
Enriching cowbird song by social deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.,* 94, 263-270.

WEST, M.J. and KING, A.P. (1985)
Social guidance of vocal learning by female cowbirds: validating its functional significance. *Z. Tierpsychol.,* 70, 225-235.

WHEELER, L. (1983)
Etude de la signature acoustique chez l'Inséparable à face rose, Agapornis roseicollis (Aves, Psittacidae). Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI.

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 Campylorhyuchus nuchalis. *Behaviour,* 62, 10-34.

WILKINSON, R. (1979)
Calls as reinforcers in bullfiches. *Behaviour,* 68, 181-192.

WILLIAMS, H. and NOTTEBOHM, F. (1985)
Auditory responses in avian vocal motor neurons: a motor theory for song perception in birds. *Science,* 229, 279-282.

WUNDERLE, J.M., Jr. (1979)
Components of song used for species recognition in the common yellowthroat. *Anim. Behav.,* 27, 982-996.

ANNEXE I

		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'AGRESSIVITE	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

BU LILLE

-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 fréquence 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.

BU LILLE

SITUATIONS	REPONSES											
	C R			M I			A P			R A		
	P	E	Total	P	E	Total	P	E	Total	P	E	Total
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	P	E	Total	P	E	Total	P	E	Total	P	E	Total
	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	E1	E2	Total	E1	E2	Total	E1	E2	Total	E1	E2	Total
	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 ; M I = mouvements d'intention ; A P = approches ; R A = recherche active ; P = partenaire ; E = étranger ; Tot = Total.

DIFFERENCES	REPONSES			
	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 de réponses vocales et motrices 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.

BU LILLE

	APPRENTISSAGE V + A		EXTINCTION V + A	
	PR	PNR	PR	PNR
DUREE 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.

BU LILLE

		APPRENTISSAGE V		EXTINCTION après V		APPRENTISSAGE A		EXTINCTION après A	
		PR	PNR	PR	PNR	PR	PNR	PR	PNR
DUREE MOYENNE D'APPUI	Sous-Groupe 'a'	1503,6	230,3	796,6	726,54	539,12	1186,12	807,3	912,7
	Sous-Groupe 'b'	1728,4	64,6	1479,3	312,16	732,17	1033,66	536,2	1217,4
NOMBRE TOTAL D'APPUIS	Sous-Groupe 'a'	180	138	118	150	336	331	69	63
	Sous-Groupe 'b'	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.

BU LILLE

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 perchoirs dans cette même condition.

BCL LILLE

	AUDITION ETRANGER		EXTINCTION ETRANGER		AUDITION PARTENAIRE DU GROUPE		EXTINCTION PARTENAIRE DU GROUPE	
	PR	PNR	PR	PNR	PR	PNR	PR	PNR
DUREE 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.

		EXPERIENCE 1		EXPERIENCE 2	
		PR	PNR	PR	PNR
DUREE 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
	Total	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.

BU LILLE

SEANCES	PERCHOIRS		
	V + A	V	N
1 - 10	281	408	347
11 -20	496	472	561
TOTAL	777	880	908

-Tableau VIII-

Effet de l'audition des cris de contact enregistrés sur la valeur renforçatrice de l'image de l'oiseau dans un miroir.

Ce tableau réprésente le nombre total d'appuis par tranche de dix séances et pour tous les oiseaux. Le nombre relativement élevé d'appuis sur le perchoir neutre est lié au fait que, pour plusieurs oiseaux, ce perchoir se trouve entre les deux autres et que les oiseaux y font relais lors de changement de perchoir. L'analyse des durées d'appuis montre qu'ils n'y séjournent pas.

BU LILLE

	SEANCES	PERCHOIRS		
		V	S	N
APPRENTISSAGE DE LA SEQUENCE V si S	1 - 10	1470	1500	470
	11 - 20	1700	1728	252
	TOTAL	3170	3228	722

	SEANCES	PERCHOIRS		
		C + V	C + S	N
EVITEMENT DE S	1 - 10	1188	1180	616
	11 - 20	728	729	422
	TOTAL	1916	1909	1038

A) OISEAUX CONDITIONNES

-Tableau IX-

(première partie)

BU LILLE

	SEANCES	PERCHOIRS		
		V	S	N
APPRENTISSAGE DE LA SEQUENCE V si S	1 - 10	69	87	108
	11 - 20	68	60	106
	TOTAL	137	147	214

	SEANCES	PERCHOIRS		
		C + V	C + S	N
EVITEMENT DE S	1 - 10	35	42	66
	11 - 20	77	44	109
	TOTAL	112	86	175

B) OISEAUX NON CONDITIONNES

BU LILLE

-Tableau IX-
(suite)

Evitement d'un son pur.

Ce tableau met en évidence les nombres totaux d'appuis sur chacun des perchoirs au cours des deux phases, d'une part pour les oiseaux qui ont appris à effectuer la séquence motrice leur permettant de voir leur image après avoir entendu le son pur (oiseaux conditionnés) et, d'autre part pour les oiseaux qui n'ont pas maîtrisé cet apprentissage (oiseaux non conditionnés). On constate que le nombre d'appuis réalisés par le premier groupe est nettement plus élevé et que ces appuis se répartissent de façon égale sur les deux perchoirs.

	SEANCES	PERCHOIRS		
		V	S	N
APPRENTISSAGE DE LA SEQUENCE V si S	1 - 10	1389	1815	555
	11 - 20	1464	1885	472
	TOTAL	2853	3700	1027

	SEANCES	PERCHOIRS		
		V + S	V	N
COMPARAISON V + S --- V	1 - 10	1598	1383	321
	11 - 20	1714	1205	443
	TOTAL	3312	2588	766

-Tableau X-

Le choix entre "V + S" et "V".

Tous les oiseaux apprennent à effectuer la séquence motrice "V si S" correcte. Cet apprentissage ne leur permet cependant pas d'effectuer un choix significatif entre les deux perchoirs lorsqu'ils sont placés dans une situation de choix entre le stimulus complexe "V + S" et leur image dans le miroir.

BU LILLE

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES					
	NA	DA	NY	DY	NZ	DZ
I	7	7,3	19	33,5	1	-
II	17	22,8	18	19,35	0	-
III	49	20,9	36	43,3	1	-
IV	54	18,6	46	27,9	1	-
V	60	30,9	46	31,35	3	-

A) Première phase de présentation du stimulus.

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES					
	NA	DA	NY	DY	NZ	DZ
I	29	12,8	27	5,3	3	-
II	55	11,8	21	13,4	3	-
III	25	10,9	36	6,9	6	1
IV	27	19,9	34	9,7	9	4,1
V	19	8,6	39	14,95	7	-
VI	19	3,9	54	22,75	4	-

B) Phase de suppression du stimulus.

BU LILLE

-Tableau XI-
(première partie)

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES					
	NA	DA	NY	DY	NZ	DZ
I	25	8,9	64	36,9	9	1,3
II	33	12,7	62	35,1	3	1
III	36	5,1	125	43,3	11	1
IV	71	10	108	49,5	7	-
V	121	19,7	110	41,5	10	-

C) Deuxième phase de présentation du stimulus.

N = Nombre de passages (total pour les 5 poussins au cours de chaque bloc de 3 séances.

D = Durée de séjour: durée moyenne par poussin par séance.

-Tableau XI-
(suite)

BU LILLE

Réponses d'approche et d'éloignement lors de la présentation de l'image de l'oiseau dans un miroir.

Ce tableau présente d'une part, les nombres totaux de passages sur chacune des zones programmées dans cette expérience et d'autre part, les temps moyens de séjours, exprimés en pourcentage de la durée totale d'une séance, et calculés pour chaque bloc de trois séances. Les durées enregistrées sur la zone contrôle "Z" sont en général inférieures à 1%.

A = zone active; Y = zone proche du miroir; Z = zone contrôle

N = nombre de passages (total pour les 5 poussins au cours de chaque bloc de trois séances.
D = durée de séjour: durée moyenne par poussin et par bloc de trois séances.

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NY	DY
I	25	36,3	10	19,75
II	37	28,4	34	42,3
III	61	47	55	32,1

A) Phase de présentation du stimulus.

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NY	DY
I	48	27,3	62	22,8
II	54	28,8	49	21,4
III	63	34,75	62	21,8
IV	50	17,75	51	27,8
V	23	14,75	52	26
VI	18	24,75	37	24,5
VII	30	13,1	62	21,8
VIII	17	8,1	47	28,4
IX	32	13	46	20,4
X	38	11,5	39	29,8
XI	42	16,6	46	25
XII	32	17	56	37

B) Phase de suppression du stimulus.

BU LILLE

-Tableau XII-
(première partie)

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NY	DY
I	53	31	49	23,5
II	53	43,1	47	17,2
III	61	44,5	30	8,8
IV	59	48,5	30	8,8
V	53	43	27	9,5
VI	79	33,8	48	26,4
VII	61	33,8	54	25,25
VIII	80	45,6	36	10,5
IX	72	48	48	14,6

C) Deuxième phase de présentation du stimulus

-Tableau XII-
(suite)

Réponses d'approche et d'éloignement lors de l'audition des vocalisations enregistrées des congénères.

DA et DY : Durées de séjour sur chacune des 2 zones, exprimées en pourcentage de la durée totale d'une séance.
NA et NY : Nombre de passages sur chacune des 2 zones.

BU LILLE

SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NZ	DZ
1 - 3	311	28,4	439	31,8
4 - 6	436	38,9	429	45,4
TOTAL	747	33,7	868	38,6

-Tableau XIII-

Arrêt de la diffusion du cri des congénères.

La configuration de la cage utilisée dans cette expérience est identique à celle décrite dans la figure 19. La seule différence réside dans le fait que les haut-parleurs sont disposés de part et d'autre de la cage de façon à éviter un éventuel effet parasite lié à la directivité du stimulus. Ni les nombres de passages ni leurs durées ne diffèrent significativement sur les deux zones programmées.

BU LILLE

		V	O	L	O	V	L
EXPERIENCE 1	N	372,0	122,4	256,7	120,4	442,7	26,9
	S	625,1	103,1	224,4	139,5	737,5	29,6
		C	O	T	O	C	T
EXPERIENCE 2	N	336,9	139,0	290,0	183,7	140,0	119,0
	S	115,2	60,5	120,3	58,0	273,8	195,5
		V + C	V	V + S	V	V + C	V + S
EXPERIENCE 3	N	416,1	180,5	314,7	313,0	293,6	281,4
	S	492,8	247,0	408,6	277,5	344,3	412,0

-Tableau XIV-

Durée moyenne de séjour sur chaque zone.

N : Poussins nouveau-nés

S = Poussins d'une semaine

BU LILLE

		V vs O	L vs O	V vs L
EXPERIENCE 1	N	t = 3,39 p <.02	t = 3,35 p <.01	t = 5,46 p <.01
	S	t = 9,02 p <.001	t = 1,81 NS	t = 26,68 p <.001
		C vs O	T vs O	C vs S
EXPERIENCE 2	N	t = 2,93 p <.05	t = 1,246 NS	t = 0,32 NS
	S	t = 2,43 p <.05	t = 3,02 p <.02	t = 1,00 NS
		V + C vs V	V + S vs V	V + C vs V + S
EXPERIENCE 3	N	t = 2,48 p <.05	t = 0,002 NS	t = 0,15 NS
	S	t = 5,47 p <.01	t = 2,38 p <.05	t = 1,05 NS

BU LILLE

-Tableau XV-

Comparaisons statistiques (t de Student) calculées sur les durées moyennes de séjour sur chaque zone.

N = Poussins nouveau-nés

S = Poussins d'une semaine

		V	O	L	O	V	L
EXPERIENCE 1	N	6,8	3,8	29,8	20,8	5,5	2,1
	S	26,2	16,3	20,8	16,5	19,0	7,3
		C	O	T	O	C	T
EXPERIENCE 2	N	17,8	10,2	9,8	7,0	4,7	4,3
	S	12,6	7,0	7,2	5,9	28,6	24.0
		V + C	V	V + S	V	V + C	V + S
EXPERIENCE 3	N	7,0	5,5	9,4	8,0	4,0	4,1
	S	15,2	12,2	5,4	5,3	16,4	17,5

-Tableau XVI-

Nombres moyens de passages sur les deux zones, calculées sur l'ensemble des sujets dans chaque condition expérimentale.

BU LILLE

		V vs O	L vs O	V vs L
EXPERIENCE 1	N	t = 4.88 p <.01	t = 4.20 p <.01	t = 2.62 p <.05
	S	t = 4.93 p <.01	t = 2.32 NS	t = 6.37 p <.001
		C vs O	T vs O	C vs S
EXPERIENCE 2	N	t = 3.52 p <.02	t = 2.69 p <.05	t = 0.068 NS
	S	t = 4.74 p <.01	t = 1.45 NS	t = 1.89 NS
		V + C vs V	V + S vs V	V + C vs V + T
EXPERIENCE 3	N	t = 2.36 p <.05	t = 2.00 NS	t = 0.71 NS
	S	t = 3.44 p <.02	t = 0.49 NS	t = 0.73 NS

BU LILLE

-Tableau XVII-

Comparaisons statistiques (t de Student) calculées sur les nombres totaux de passages, tous sujets confondus, sur chacune des zones.

SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NZ	DZ
1 - 3	275	31,1	287	23
4 - 6	214	27,25	225	25,3
TOTAL	489	29,2	512	24,1

Procédure I

SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NZ	DZ
1 - 3	473	25,4	579	35,6
4 - 6	414	23,7	607	40
TOTAL	887	24,5	1186	37,8

Procédure II

BU LILLE

-Tableau XVIII-

Identification des cris de partenaires connus.

La stimulation apportée par les vocalisations d'un poussin avec lequel ils ont été isolés durant une semaine ne semble pas suffisante pour permettre aux sujets une identification acoustique. Seuls les poussins placés dans une situation leur permettant d'entendre les cris du groupe de partenaires sont capables d'effectuer un choix.

NA et NZ : nombre total de passages sur chacune des 2 zones, pour l'ensemble des poussins, par bloc de 3 séances.

DA et DZ : durées de séjour sur chacune des 2 zones, exprimées en pourcentage de la durée totale d'une séance.

SEANCES	ZONES			
	NA	DA	NZ	DZ
1 - 3	103	24,75	77	15,4
4 - 6	105	26,7	113	25
TOTAL	208	25,7	190	20,15

-Tableau XIX-

Arrêt de l'audition d'un son pur par des poussins naïfs.

Les résultats de cette expérience montrent que les poussins n'évitent pas spontanément un son pur.

NA et NZ : nombre total de passages sur chacune des 2 zones, pour l'ensemble des poussins, par bloc de 3 séances.

DA et DZ : durées de séjour sur chacune des 2 zones, exprimées en pourcentage de la durée totale d'une séance.

SEANCES	ZONES					
	NA	DA	NY	DY	NZ	DZ
25 - 27	142	3117	5	5	3	12
28 - 30	176	2709	12	23	19	39

ENTRAINEMENT

SEANCES	ZONES					
	NA	DA	NY	DY	NZ	DZ
1 - 3	50	513	37	849	23	183
4 - 6	68	165	44	183	56	506
7 - 9	44	90	40	200	50	581
10 - 12	46	74	43	254	34	293
13 - 15	52	114	48	574	56	708
16 - 18	40	117	39	266	61	460

TEST

BU LILLE

-Tableau XX-

Effet de l'apprentissage de la séquence "V si S": première procédure.

La première partie de ce tableau donne les résultats obtenus au cours des deux dernières séries de trois séances de la phase d'entraînement.
Au cours de la deuxième phase (test), la zone "Y" devient la zone active et permet d'arrêter les cris, l'ex-zone visuelle "A" devient inactive. On constate qu'à la fin de cette phase les poussins n'évitent pas l'audition du stimulus auditif et que l'activité des poussins se répartit de manière sensiblement égale sur l'ensemble de la cage.

Entraînement: zone A = zone "visuelle" ; zone B = zone "auditive"
zones Y et Z = zones contrôles

Test : zone A = inactive; zone B = inactive
zone Y = arrêt de S; zone Z = zone contrôle

SEANCES	ZONES							
	NA	DA	NB	DB	NY	DY	NZ	DZ
25 - 27	100	999	115	2624	0	0	2	2
28 - 30	109	1086	111	2502	3	6	6	9

ENTRAINEMENT

SEANCES	ZONES							
	NA	DA	NB	DB	NY	DY	NZ	DZ
1 - 3	53	362	49	380	80	574	45	254
4 - 6	54	422	86	826	60	355	52	373
7 - 9	64	503	82	763	45	592	48	311
10 - 12	54	396	91	770	59	369	44	222
13 - 15	55	360	84	862	53	387	53	195
16 - 18	41	250	122	1154	54	387	34	174

TEST

BU LILLE

-Tableau XXI-

Effet de l'apprentissage de la séquence "V si S": deuxième procédure.

La première partie (entraînement) de ce tableau met en évidence le comportement des poussins lors de la fin de l'entraînement. On constate que les poussins effectuent un nombre de passages sensiblement identique sur les deux zones actives. Les deux zones contrôles ne sont pratiquement pas fréquentées.
La seconde partie du tableau montre que les poussins n'évitent pas la diffusion du stimulus auditif après avoir appris la séquence "V si S" qui leur permet de l'associer à l'agent renforçateur visuel et les chiffres recueillis traduisent une exploration généralisée de la cage. Toutefois, les poussins passent plus souvent et séjournent plus longtemps sur la zone qui permettait précédemment l'obtention de sa propre image dans le miroir.

Entraînement: zone A = zone auditive; zone B = zone visuelle
zones Y et Z = zones contrôles

Test : zones A et B = inactives; zone Y = arrêt de S
zone Z = zone contrôle

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES			
	NA	NB	DA	DB
1	240	374	15,9	26,7
2	243	456	10,8	38,2
3	164	380	9,1	46,1

I. Poussins naïfs

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES			
	NA	NB	DA	DB
1	250	317	13,45	24,4
2	470	576	15,6	33,1
3	299	450	16,5	43

II. Stimulations prénatales

BLOCS DE 3 SEANCES	ZONES			
	NA	NB	DA	DB
1	180	192	19,8	25,25
2	187	208	14,8	30,2
3	163	378	8,4	37,9

III. Stimulations prénatales associées à un renforcement.

BU LILLE

-Tableau XXII-

Effet de la stimulation auditive prénatale sur le choix entre deux stimulus sonores artificiels.

NA : Nombre total de passages sur la zone permettant l'audition du son de 1000 Hz, calculé par bloc de 3 séances.
NB : Nombre total de passages sur la zone permettant l'audition du son de 500 Hz.
DA et DB : Durées de séjour sur chacune des 2 zones, exprimées en pourcentage de la durée totale d'une séance.

ANNEXE II

SYRINX AND BIRDBRAIN.
THE VOCAL APPARATUS AND ITS NERVOUS COMMAND.

M. DELSAUT

Laboratoire de Psychophysiologie, Université de Lille I,
F-59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.

I. INTRODUCTION

Birds' song is probably one of the most interesting aspects of the behaviour of this class of vertebrates and its study has strongly contributed to the development of modern ethology.However for several years the study of bird song has been restricted to the analysis of its physical structure and to the consequences of its production on the congener's behaviour. Conversely the way in which vocalizations are emitted aroused a limited interest until recent years. Major models of functionning were based for the main part on anatomical data and at the present time it is still only possible to guess at the mechanisms involved in sound production by the vocal organ.

The object of the first part of this review is thus to go over what is known about the anatomy and working of the bird's vocal organ. With regard to the anatomy, birds present some particularities, the main of which is that this organ is double. Birds are thus able to produce two different, non harmonically sounds in the same time. Models of functionning must obviously take account of this particularity but other elements are also of interest and need some more research. For example, at this time the actual origin of the sounds is not known and two hypotheses are proposed. Another problem is the number of the muscles involved in sound production and the role of some structures such as the trachea or the external labium. Hypotheses proposed to explain at one and the same time the origin of the sounds and the functionning of the vocal organ are exposed below.

Concerning the nervous command of vocalizations it is only in the early seventies, following in particular the works of Nottebohm at the Rockefeller university in New York, that interest has been given to the nervous processes governing vocal production. Birds present several advantages from this point of view. Indeed song emission requires the learning of a complex motor task. Constraints of this learning are not identical among all species and in some of them the birds learn to sing through an auditory feedback allowing the bird to compare its vocal production to the parental memorized model. In other

species the song repertory seems to be completely innate. These differences thus allow a comparative approach. The organisation and the structure of the vocal relay nuclei represent another advantage. These nuclei are made up of discrete, well individualized cell groups. It is thus possible to make acute interventions on them (lesions,stimulations, etc.). Besides some of these nuclei exist only in species which need to learn to sing. For all these elements, the bird constitutes an ideal material for the analysis of the complex processes which are used for vocal production and in the second part we will sum up what is known about the organisation and the role of the different vocal command nuclei.

Finally in a third part, attention will be drawn on the necessity to have a better knowledge of the working of the different airsacs and of the interactions between song and respiration and an attempt will be made to interprete some physiological data, especially those concerning the lateralization phenomenom, by taking in account what is known about the syringeal functionning. The hormonal control of vocalizations is not evoked here.

II. THE VOCAL APPARATUS

(I) Structure of the Vocal Apparatus

Among birds, vocalizations are generated at the level of a specialized organ of the respiratory system. In contrast with mammals the bird vocal apparatus presents two particularities which are linked to its situation in the respiratory tractus.

First, when compared with the human larynx for example, the "real larynx" of the bird is deeper in the thoracic cavity. An upper larynx does exist at a comparable level than in mammals, but it does not seem to play any role during vocalization. Its real function seems to be a protective one, indeed it closes the respiratory tract during ingestion or regurgitation of food (Greenwalt, 1968). By contrast it is the deeper larynx, placed at the junction between the trachea and the bronchi and named syrinx by Huxley in 1871, which is the real sound source. Secondly the tracheobronchial position of the syrinx leads to an other, exceptional particularity which is that, because of this recessed position in many species, the syrinx is made up of two independant sound sources: each bronchia thus possesses its own sound production system.

The reality of this double sound source has been well shown both by behavioral (Greenwalt 1968) and physiological techniques (Nottebohm 1971, 1972).

It must be noted however that in some birds like parrots for example the syrinx works as a unique sound source (Nottebohm, 1976; Gaunt, Gaunt and Casey, 1982). This results from a difference in the innervation which will be described later.

The structure of the syrinx has been described in several species: passerine birds (Miskinen, 1951; Chamberlain, Gross, Cornwell and Mosby, 1968; Ames, 1971; Warner, 1972), columbidae (Warner, 1971a), ducks (Warner, 1971b, Lockner and Youngreen, 1976) and the domestic cock (Myers, 1917; Brackenbury, 1982).

The syrinx lies within the interclavicular airsac and arise from the modification of the tracheobrunchial junction. The last tracheal rings are fusioned into a cylinder: the tympanum. In many birds, a

cartilagenous bridge through the tympanum called the pessulus divides the tracheal lumen into the openings of the two primary bronchi. In passerine birds, the first bronchial rings, just under the tracheo bronchial junction are reduced to semi rings (Fig.1).

Insert Fig.1 about here

The medio-internal part is transformed into a membrane called the internal tympaniform membrane (ITM). The cranial border of the ITM is attached to the pessulus. A blind branch of the interclavicular airsac passes between the two ITMs. On the outside, the connective tissue between the second and the third semi ring is thickened and form the external labium (EL).

Externally, two groups of syringeal muscles have been described. The first, called extrinsic muscles is present in all birds. These muscles are 1) the sternotrachealis (ST) which is attached both to the sternum and to the trachea and 2) the tracheolateralis (TL) which passes along the trachea between the larynx and the tympanum (see Fig.1). Muscles of the second group are called intrinsic. There is some dispute about their number. According to Ames (1971), there are four pairs of intrinsic muscles, but Warner (1972) thinks there are five pairs. These muscles may have evolved by division of the tracheal attachment of the tracheolateralis (Ames, 1971). The different intrinsic muscles seem to allow the bird to adjust the position of the different bronchial bars (Chamberlain, Gross, Cornwell and Mosby, 1968). One of these bronchial semi-rings is enclosed in the EL. The rotation of this third bar may then protrude the EL into the bronchial lumen. The EL may thus play an important role in the airflow regulation and consequently in sound production. According to Stein (1968), the EL may also act as a low-frequency oscillattor.

The structure of the syrinx is partly dependant upon the associated muscular system. In the chicken, for example, the lack of intrinsic muscles together with the fact that the pessulus is not tied to the tympanum leaves a free space which is filled by the external tympaniform membrane (ETM). In this species, vocalizations seem to be produced at the level of this ETM. Some species, like doves and

pigeons, lack a rigid pessulus but possess both the ITM and the ETM (respectively the medial tympaniform membrane and the lateral tympaniform membrane described by Gaunt, Gaunt and Casey, 1982).

(II) Sound Production

Two hypotheses are proposed to explain the sound production in birds. According to the first, commonly admitted view, vocalizations originate from the vibrations of the tympaniform membranes. Vibrations are generated by the airflow passing through the respiratory tractus. Contraction of the intercostal and abdominal muscles compresses the air-sac system, thus inducing an increase in the air sac system pressure and consequently the expiration. The pressure and airflow rates have been measured in several species such as the starling (Sturnus vulgaris ;Gaunt, Stein and Gaunt, 1973), the mallard (Anas platyrhynchos ;Lockner and Murrish, 1975), the domestic fowl (Gallus domesticus ; Gaunt, Gaunt and Hector, 1976; Gaunt and Gaunt, 1977 ; Brackenbury, 1978a) and the gray lag goose (Anser anser ; Brackenbury, 1978a). In the two last species, the airflow may reach 0.5 liter per second during vocalizations!

It must be noted that an increase in the interclavicular air-sac pressure may induce a deformation of the ITMs which are then protruded into the bronchial lumen. This, together with the protrusion of the EL during intrinsic muscles activity results in the channeling of the airflow which in turn creates a succion force on the ITM. As a consequence, the membrane tension increases and thus offers resistance to the deformation. The position of the membrane is then dependant upon the balance between these two antagonist forces. The magnitude of ITM deformation induced by the succion force is dependant upon the "strength of the air flow". This deformation is effective only when the succion force reaches a threshold above which it attracts the tympaniform membrane more and more towards the bronchial lumen. As a result, the bronchial bore is reduced. At the same time the membrane tension increases until a point where it passes beyond the succion force. The motion is thus inverted and the membrane retakes its position. The succion force becomes stronger again and induces a new deformation. This results in an oscillation which periodically changes

the bronchial bore. The concomitant airflow variations are the sound. The tension of the membrane and the amplitude of the oscillation determine respectively the sound's pitch and its loudness.

According to a more recent hypothesis (Gaunt, Gaunt and Casey, 1982; Gaunt, 1983 a and b), the working pattern described above does not completely explain the presence of pure tones which, for Greenwalt (1968), are more frequent than those which contain harmonics. To explain pure tones Gaunt et al. invoke quite a different model founded upon the formation of vortexes. These vortexes would appear to be created by the airflow during its passage in the reduced slit of the bronchial bore. This whistle mechanism will be analyzed later.

(III) Syringeal Models

Several models have been put forward to explain the working of the syrinx as a whole. Early authors have proposed two hypotheses which were summed up by Thorpe (1959) in his work on talking birds. For Thorpe, the syrinx of the more primitive birds would seem to act as a wind instrument in which resonators could be modulated. On the contrary oscines would possess a syrinx the functionning of which would be comparable to that of the human vocal organ. These two hypotheses take account of the presence of both vibrating membranes and a long trachea. However as Greenwalt (1968) remarks, they are insufficient to account for the remarkable vocal performances of the birds. For example, concerning the wind instrument the pitch and timbre are controlled by the properties of the tube. According to Greenwalt such constraints are incompatible with the two voice theory. Indeed the tracheal resonance would force both sources to conform in their vibrations and thus produce a single note. Another problem is the frequent absence of harmonics which would normally be produced by the resonance of the tube. Finally the wind instrument model requires that birds are able to modify their tracheal length by a factor of four to explain their capacity to produce sounds which span two octaves. Greenwalt does not admit this and draws attention to the fact that the tracheal length of many species rarely agrees with the pitch of the sounds they produce.

To make analogies with the human vocal organ also sets some

problems linked to the filtering capacity of the upper part of the respiratory tractus. The reality of the tracheal resonance is again in doubt. For Greenwalt (1968) and Abs (1980) this does not play a preponderant part. However this is discussed by Brackenbury (1982) for which the trachea may be a determinant element of the characteristics of sound. Indeed it must be noted that the tracheal length may vary. In the domestic cock, for example, the trachea is retracted several centimeters during crowing (White, 1968). This is produced by the tracheolateralis and tracheohyiodens activities (Gaunt and Gaunt, 1977; Brackenbury, 1980). According to Harris, Gross and Roberson (1968) such a variation of the tracheal length is accompanied by production of different harmonics. Despite this it remains difficult to imagine that such length variation could be produced at an adequate velocity to explain the vocal ability of some species. Thus the sounds appeared to be mainly source modulated.

All these authors refer more or less to the commonly admitted view which claims that sounds are generated by the vibrations of the tympaniform membranes. Now another possibility exists and sounds may be produced by vortexes generated by the passing of the airflow through the bronchial slits. These two divergent hypotheses obviously imply different models of syringeal working. Moreover, the syrinx structure itself, different according to species, have led the authors to propose different models. First of all we will describe the different mechanisms which are supposed to act in models which emphasize the vibration of the tympaniform membranes. Then we will consider a more recent model based on the production of whistles.

(a) The vocal production in a non passerine species: the domestic fowl.

As other non passerine species, the fowl lacks intrinsic muscles but, as said above, presents some additional special features (Fig.2).

Insert Fig.2 about here

First it possess an external tympaniform membrane and secondly, the pessulus is not tied to the tympanum which allows it to move freely. Moreover, a connective tissue sheath encloses the sternotrachealis.

This sheath is prolonged by a ligament which is attached on the pessulus: the syringeal ligament. Thus the ST contraction draws the pessulus cranially at the same time as it pulls the tympanum caudally. These two movements combine to lead to a reduction in the tension of the ETMs. Their vibrations can then be induced by the air outflow. Contraction of the tracheolateralis restores the initial tension. Several studies have verified the essential role of the ST and TP in sound production (Youngreen, Peek and Phillips, 1974; Gaunt and Gaunt, 1977; Brackenbury, 1978b, 1980).

(b) The vocal production in the passerine birds

According to Ames (1971), several passerine families lack intrinsic muscles: this is the case of the Pittidae, the Tyrannidae, the Cotingidae and the Pipridae. Thus, the presence or the absence of the intrinsic musculature divides the passerines into two subgroups. However, it seems difficult to establish direct correlation between the complexity of the musculature and the vocal capacities of the different species (Brackenbury, 1982). Two hypotheses are proposed to explain the vocal sound production. The earliest hypothesis, proposed by Miskinen (1951) ascribed a dominant role to the extrinsic muscles. According to this model, the contraction of the sternotrachealis pulls the tympanum caudally thus reducing the ITM tension. This permits the ITM to be pulled into the bronchial lumen by the air stream and thus to vibrate. The initial ITM tension may be restored by the action of the tracheolateralis which draws the tympanum cranially. In fact the ITM tension may probably results from the permanent interaction between these two muscles (Fig. 3, left side). This model has been named "passive" by Gaunt et al. (1973). According to Brackenbury (1982), this passive model is more useful for explaining the sound production in species which lack intrinsic syringeal muscles like the domestic fowl and the mallard (Lockner and Youngren, 1976).

The second, "active", model was proposed by Chamberlain, Gross, Cornwell and Mosby in 1968. These authors emphasized the role of the intrinsic muscles to explain the induction of the ITM vibrations. Contractions of the muscles would provoke the rotation on the third bronchial semi-ring. This rotation would allow the EL to protude into the bronchial lumen thus reducing its diameter. The air outflow would

then be chanelled into the reduced bronchial bore (Fig.3, right side). Its velocity would thus increase and create a strong enough succion force to induce the membrane vibration.

Insert Fig.3 about here

(c) The vocal production in the dove and the whisling model

The study of the sound production in doves (Streptopelia risoria) provided Gaunt, Gaunt and Casey (1982) the opportunity of questioning the hypothesis which emphasizes the vibration of the tympaniform membranes. On this occasion these authors recall that, as early as 1968, Greenwalt observed that in many species of birds, pure tones and whistled phrases are more common than those with harmonic contents. Now, the conditions in which a membrane might vibrate without overtones are strictly defined. Such conditions would rarely, if ever, be met in biological system. Moreover, even in the case of production of overtone, Casey (1981) stated that the membranes must be rectangular to produce true harmonics. However the problem is not simple and Gaunt (1983b) observes that a vibration in a membrane deforms a surface rather than a line. Thus, the process is far more complex than in a string for example. In such a case, the resulting overtones will occur at varying fractional multiples of the fundamental. These overtones are called partial. In some cases, the vibration of membranes, the shape of which is not rectangular, may produce partials that are close to harmonic value. As Gaunt (1983b) stated in his commentary on the validity of the sonographic analysis method, this may generate confusions. According to this author, many sound spectrographs do not measure frequency well and may led to ambiguous interpretations. This must be taken into account in the study of the syringeal working because a great deal of data available today on this working are based on extrapolation on the sounds they produce.

In addition it must be noted that the models described above assume that the vibration originates at the center of the membrane and is normal to the air flow. This has not been proved and the vibration

could be a wave which travels along the length of the membrane. It is very difficult to give a model of the sounds produced by such a vibration. However, whatever the form of the vibration, nothing suggests that the overtone may be lacking. Thus, the problem for the bird may be not really how to produce overtones, but how to avoid them.

Since whistles lack in harmonics, the whistling hypothesis avoids these problems. The "coo" of the dove may be a good example. Schematically, the syrinx of the dove possesses the two types of membranes previously described (ITM and ETM). The contraction of the extrinsic muscles (TL and ST) modify the configuration of the syrinx. A narrowing is created which produces vortex in the air flow (Fig.4).

Insert Fig.4 about here

This turbulence results in a whistle. When, the frequency of the disturbance meets the resonnant frequencies of the membranes, they can interact. The ITM thus may serve to determine the frequency of the whistle or to amplify it.

Several ways may be chosen to modulate the amplitude of resulting tone. First, the bird can modify the pressure of the air flow by the action of the abdominal muscles. Then beats may be generated when the two sides of the syrinx produce close frequencies. Finally, the intrusion of the MTE during their vibration may serve to vary the bronchial lumen and then to muffle the sound.

This model refers to the particular case of the dove which possess both ITM and ETM. It is thus difficult to extend it to another species even if it may be noted that whistles are frequent in birds which possess only one type of membrane such as Parrots (Gaunt, 1973). Nottebohm (1976) also noted that the relative thikness of the ETM in Parrots is an argument in favour of the whistle model. However, without denying the role of the tympaniform membranes, this model has to its credit the fact that it poses the problem of the real nature of the mechanism which generates birds' vocalizations. In fact, the two mechanisms: vibrating membranes and vortex series, do not exclude each other mutually and can interact in the same species. The former may

generate complex sounds in which the total energy is parcelled out into several frequencies. On the contrary, the latter mechanism may concentrate all the energy on the pure tone.

(IV) Sound Production and Respiration

As said before, vocalizations are generated during expiration. This raises two problems. On the one hand, how may the bird breathe without producing permanent sound ? On the other hand, how does the bird breathe during the long phase of song ?

The first problem implies that a mechanism allows the bird to dissociate respiration and sound. This is permitted by the fact that the syrinx is a poor system of conversion of the mecanical energy into sound. Thus, Brackenbury (1977, 1980) has shown that, in the Cock, the product "airflow rate x air sac pressure" is 1500 to 2000 times higher during crowing than during normal respiration. Even during intensive physical exercice the ejected airflow reaches only 50% of the highest value observed during crowing. The greatest part of the crowing energy is dissipated into heat: only 2% is transformed into sound. Thus the energy produced during vocalizations must reach a threshold to become efficacious. This protects the bird from any indesirable interference from respiration.

The second problem concerns the production of the long song sequences: are these sustained songs produced during only one breath cycle ? According to Calder (1970) in his study of the canary, cycles of mini breaths would allow the bird to replace air, at least during the trilled or warbled notes. These mini breathes would be added to the expiratory phase and thus make it possible to slow down the decrease in the volume of air initially present in the respiratory system. The quantity of air inhaled before the beginning of the song would then no longer be the main limitating factor. According to Brackenbury (1978 a and c), such mini breaths might explain the production of pulsed sounds in the Skylark (Alauda arvensis), in the sedge warbler (Acrocephalus schoenobaenus), and especially in the grasshoper warbler (Locustella naevia), which is able to produce unbroken series of such sounds, lasting several seconds.

The real limitating factor of the song length in this model would

be the accumulation of carbon dioxide in the lung-air sac system. Indeed, the mini breathes seem to have little effect, if any, on the gaz exchanges (Calder, 1970; Brackenbury,1980). Calder noted the similarities of this working mode with the panting movements of heat-stressed pigeons. The accumulation of carbon dioxyd is precisely the factor governing the duration of the panting phases. Moreover the nervous center which controls the panting movements is located close to the midbrain call area (Richards, 1971). Mini breathes could then belong to the same category of movements as those used during panting.

This interpretation is not accepted by Phillips and Youngreen, (1981) who have shown that the chick is able to produce brief pulsed expiratory movements surimposed on the primary expiratory phase. These movements result from the pulsed activity of the abdominal muscles. According to Gaunt, Gaunt and Casey (1982), it has not been shown that such movements are followed by inspiration as predicted by the mini breath hypothesis. Conversely, these movements allow the birds to modulate the ejected air flow and as a consequence the sound amplitude.

This agrees with the pulsatile model of Gaunt and Gaunt (1977) which emphazised these abdominal movements. According to these authors, such movements could be widespread in birds and would provide an explanation for the pulsed sound, the frequency of which does not much vary as their amplitude is strongly modulated. In this model, the length of such a song sequence could be explained by the fact that whistles allow the bird to produce loud sounds with the consumption of only a small amount of air. Thus the absence of an inspiration phase after the pulsed expirations would not be a problem.

Some questions arise from these data and further works are needed as well at the anatomical level as for allowing a good modelisation. This will be evoked in the general conclusion.

III. THE NERVOUS COMMAND

(I) The syrinx Innervation

Data available to date show that the muscles of the syrinx are innervated by a branch of the hypoglossus (XII). This nerve originates in the nucleus intermedius (Ariens-Kappers, Huber and Crosby, 1967; Karten and Hodos, 1967; Youngren and Phillips, 1978). According to Nottebohm, Stokes and Leonard (1976), the historically called hypoglossal nucleus does not supply the hypoglossal nerve, at least in the canary. In the Pigeon, this nucleus seems to innervate the neck musculature (Wild and Ziegler, 1980). Nottebohm et al. (1976) have shown that in the canary the nucleus intermedius, which they now call hypoglossal nucleus is divided into two parts. The rostral one-third of this nucleus innervate the tongue (nXII, pars lingualis); the caudal two thirds (nXII, pars tracheosyringealis: nXIIts) innervate the tracheo-syringeal musculature. A more recent work (Manogue and Nottebohm, 1982) has confirmed this partition in the Budgerigar (Melopsittacus undulatus) .

The course of the hypoglossal nerve has been well studied in the chaffinch (Fringilla coelebs,: Nottebohm, 1971), the canary (Serinus canarius: Nottebohm and Nottebohm, 1976), in the Budgerigar (Manogue and Nottebohm, 1982) and in the domestic fowl (Gallus domesticus: Youngren and Phillips, 1983).

It appears that the main trunk of the XII travels towards the larynx but divides at this level into two parts. The first and most important part, called the ramus cervicalis ascendens, goes upwards to innervate the tongue. The other part courses caudad and innervates the syringeal musculature: this ramus cervicalis descendens superior is usually called the tracheosyringealis branch (TS) of the hypoglossus.

A very small contingent of fibers, coming from the recurrent branch of the vagus (X) passes at the proximity of the syrinx but does not seem to innervate its muscles. Youngren, Peek and Phillips (1974) have shown that, at least in the domestic fowl, this branch does not supply the syringeal musculature, but the crop.

Among several song birds each TS innervates the ipsilateral side of

the syrinx (Fig.5).

Insert Fig.5 about here

This is the case in the chaffinch (Nottebohm, 1971, 1972), the white-throated sparrow (Zonotrichia albicollis, Lemon, 1973), the canary and the white-crowned sparrow (Zonotrichia leucophrys, Nottebohm and Nottebohm, 1976) and the Java sparrow (Pada oryzivora, Seller, 1979). This is in good accordance with the theory of the double sound source: the musculature of each half of the syrinx being innervated by the ipsilateral hypoglossus.

However, this type of innervation is not the general rule. Thus, in the domestic fowl, fine nerve twigs (from two to four per bird) cross in both direction between the left and the right TS. Muscles then receive bilateral innervation (Youngreen and Phillips, 1983).

A third type of innervation has been shown by Nottebohm (1976) in the Orange-winged amazon parrot (Amazona amazonica). In this species, the right TS crosses ventrally above the trachea and anastomoses with the left TS. This anastomose divides farther and each new branch goes towards one half of the syrinx. This is in good accordance with the sonographic analyses which show that the syrinx of parrots acts as a unique sound source.

Bottjer and Arnold (1982) have shown that an afferent component, comming from the syrinx, does exist in the TS. However, at the present time, its target is not known and nor is known its physiological role.

(II) Lateralization of the peripheric control

The systematical analysis of the peripherical nervous control of the syrinx really began during the seventies with the work of Nottebohm on the chaffinch. Nottebohm (1971, 1972) analysed the effects of the sectionning of one or other TS on the bird's vocal production and the results he obtained set the stage for an important series of studies into the nervous physiology of the vocal command. Indeed it soon became evident that the consequences of lesion are dependant upon both the age of the bird and the side lesioned.

1.In the adult, the bilateral destruction of the syrinx innervation

renders the bird practically voiceless. It is then capable of producing only weak and wavering sounds. However, in the course of time and through a nerve regrowth, the emission of some syllables again becomes possible. It should be noted that the bilateral destruction of TS often provokes suffocation and then the death of the bird. The respiration abnormalities are probably due to the fact that, after syringeal denervation, the tympaniform membranes are relaxed. They then tend to collapse (Bernouilli effect). As a result the bronchus bore is constricted and in some cases obstructed. Such a disadvantage is avoided only when one of the TS is severed. In this case the bird's survival is guaranteed and it can even support respiratory difficulties due to stress.

In oscine songbirds it is without any doubt these unilateral lesions which have given the most noteworthy results. It appears that the consequences on vocalization are very different according to the TS which is severed. Thus the right TS lesion provokes the disappearance of only a limited number of syllables and the birds are still able to produce between two-thirds and three quarters of the song elements. Lost elements are replaced by silences. Conversely, the left TS lesion has drastic consequences on the vocal production and a great part of the song disappears. Lost elements are replaced either by silences or more frequently by noisy effects. These non modulated elements seemed to be produced by the anarchical vibration of the internal tympaniform membrane. Their presence, only observed after the left lesion, seems to indicate that the airflow passing through the left bronchia is greater than that passing through the right one.

The both sides of the syrinx produce neither the same nor a similar number of sound elements. The nervous command thus appears to be lateralised and the left nerve is "dominant". Such a left dominance has been shown in four other species: the white-throated sparrow by Lemon (1973), the canary and the white-crowned sparrow by Nottebohm and Nottebohm (1976) and the java sparrow by Seller (1979).

Both the ipsilateral innervation and the left dominance allow us to better understand the ability of the oscine to produce two non harmonically related tones at the same time. However, it must be remembered that such unilateral innervation is not the general rule

and that in psittacidae for example the innervation is bilateral (Fig.5). According to Nottebohm (1976) and Manogue and Nottebohm (1982), the syrinx of psittacidae works as a unique sound source controlled by both the TS. The lesion of either one TS or the other leaves the bird able to produce all the different elements of its repertoire after however a short period of adaptation lasting only a few days.

2.In the young, the effects of the TS lesion is correlated with the phases of their song learning. It is common knowledge that among oscines song production is dependant upon a learning process and both the phases and the constraints of this learning are well known (see for example, Kroodsma and Miller, 1982). Nottebohm has shown that the effects of the TS lesion is dependant upon the age at which the nerve is severed. Thus, in the chaffinch, the lesion of either one TS or the other does not disturb song learning as providing it is done before the juvenile song period. In this case the vocalization development is normal both after the lesion of left TS and the lesion of the right TS. The fact that the bird is still able to produce normal song is not linked to an eventual nerve regrowth since a new lesion of this nerve does not modify song production.

It is interesting to note that in these cases the denervated half syrinx does not produce noisy elements as in adult birds. The bird thus seems able to modulate the expulsed air-flow in such a manner that the inoperant bronchia is maintained silent. These results show that the sound production is not linked to the sole control of the syringeal muscles but that other mechanisms situated elsewhere also play a role in sound production. If the lesion is carried out later during the plastic song period, the right-left difference is found as in adult birds, for example, the right TS lesion provokes only small disturbances. After a time the bird with a left TS lesion is again able to produce some of the elements which have been lost. However important abnormalities still exist and the bird with the left TS severed during the plastic period seems to have difficulties in developping a normal song and its vocalizations remain unstable (Nottebohm, 1971). It is as if the bird was incapable of modulating its vocalizations in such a manner as to correspond to the memorised

pattern.

However when the lesion is made before the sub-song period, the right side seems to be able to produce vocally by itself. It would therefore seem that the dominance of the left side is established during the song creation period.

Nottebohm, Manning and Nottebohm (1979) were able to show that in the canary, this replacement feature by the right side took on quite an exceptional character. Indeed in the adult canary the left hypoglossal lesion results in the loss of a great deal of syllables as is the case in other species. The same lesion during the plastic song also shows the left dominance. However the canary is able to produce a new repertoire as soon as six days after such a lesion. These new song elements are emitted under the sole control of the right TS. The right side is therefore potentially and immediately available to ensure the control of sound production. Some syllables are nevertheless emitted with a noisy component. This seems to indicate that the bird is not able to modulate the air flow passing through the left bronchia. The possibility of using the right side is confirmed by more earlier lesions, however the effect of such lesions are dependent upon the age of the bird. Nottebohm et al. (1979) have thus shown that if the left nerve is severed during the eleven first days of life it does not regrowth. When adult the bird nevertheless produces a normal song which is, in this case, under the sole controle of the right TS. The atrophy of the muscles of the left half-syrinx confirms this unique control. When the lesion is delayed (between the 13rd and the 27th day after hatching), the severed nerve well regrowths. A second lesion of the left TS, when the bird is adult shows that, in this case, the song is produced by both the sides. About one-third of syllables seem to be emitted under the control of both left and right TS.

Such a conception of a separate nervous control of the two sides of the syrinx has recently been questioned by McCasland (1983). According to this author there is a correspondance between the pattern of neural activity and the pattern of the song and this correspondance is obvious as well in the right as in the left TS. Thus both the TS transmit the same messages to their respective syringeal halves. Moreover by plugging the right or the left bronchus, McCasland found

that the right and the left sides made similar contribution to all song elements. Birds singing with only the right side were therefore able to produce the majority of song syllables and the overall timing of song were unaffected. According to McCasland, inthe intact bird, both syringeal halves contribute to the same sound components but at different power levels. In the relatively low power right side, the final result could therefore be the non production of some syllables since the required threshold is not reached.

(III) The central control

Two types of techniques have been used to localize the central nervous system areas which control the vocalizations. The earliest approach consisted in the study of the vocalizations generated by electrical stimulation of different parts of the brain. More recently the evolution of marking techniques allowed the researchers to carry out detailed studies of the nuclei and pathways involved in the vocal command.

(a) Results of electrical stimulation studies

The interpretation of the results of electrical stimulation is always difficult because different authors often work on different species and rarely use the same stimulation parameters. Generalizations are thus hazardous. Besides, in the case of acute preparations, the particularly restrictive conditions and/or the anaesthesia may interfer with the results. Finally it must be observed that the stimulations rarely induced only vocalizations - other behaviours being often displayed simultaneously. Thus vocalizations may be only secondary phenomena linked to these behaviours.

Systematical analysis of the vocalizations induced by electrical stimulations actually began in 1965 with the work of Brown concerning the Red Winged Blackbird (Agelaius phoeniceus). Later, several species were studied and the results showed with a rather satisfactory coherence the predominant role of the mesencephalon. Vocalizations can also be elicited from the telencephalon and the diencephalon.

(a1) The telencephalon and the brain surface

Vocalizations were elicited by stimulation of the brain surface only by Brown (1971) and Epro (1977) and were shown to be, in general,

abnormal. It must be noted that, as early as 1905, Kalisher showed that in psittacidae the lesion of a very small area of the brain surface makes the bird unable to "speak".

Responses evoked by telencephalon stimulation are in general few and the excitable points rather widely spread. Important differences do exist according to either the experimental conditions or the species. Thus Akerman (1966 a,b) provokes the cooing in the free-moving pigeon (Columba livia) by the stimulation of numerous sites of the medial zones of the paleo, neo and hyperstriatum. Epro showed (1977) that in the House Finch (Carpodacus mexicanus) placed in stereotaxic conditions and only locally anaesthetised, stimulation of numerous points could evoke responses. On the contrary Brown (1971) found only few sites in the striatum of the anaesthetised Red winged blackbird.

(a2) The diencephalon

A great variety of vocalizations can be obtained by the stimulation of the diencephalon. However the localization of active sites vary according to species. Thus Akerman (1966 a, b) found numerous sites in the anterior diencephalon of the pigeon. In the house finch, on the contrary, these sites are rare in this region and become more and more abundant towards the posterior part of the diencephalon (Epro, 1977). In a general manner, active sites of the diencephalon do not seem to be responsible for the co-ordination or control of the vocalizations (Andrew, 1973). They seem to be rather involved in a more general process which may be at the source of other behaviours (Akerman, 1966 b; Putkonen, 1967). In this way the electrical stimulation of a particular point would not evoke a particular vocalization, the response would be determined by the configuration of the different diencephalon inputs. The great number of defensive or aggressive calls could then be explained by the stressing nature of the stimulation procedure. Seller and Armitage (1983) confirmed this influence of the diencephalon and perhaps that of especially the hypothalamus and the pre-optic area.

(a3) The mesencephalon

Since the studies of Brown (1965, 1971) on the red winged blackbird, the predominant part played by the mesencephalon in the

vocalization genesis has been confirmed in several species of different families (see Seller, 1980). Figure 6 shows the principal subdivisions of the mesencephalon. It also shows its very lateral position. This position is due to the great telencephalon development which has "pushed away" the mesencephalon.

Insert Fig.6 about here

From an anatomical point of view the mesencephalon structure is relatively simple. The optic tectum envelops it. Dorsally under the lateral ventricule lies the nucleus intercollicularis (ICo) which surrounds the nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis(MLd). The MLd is an auditive relay homologous to the mammalian inferior colliculus (Boord,1969). Under the ICo lies a broad, not very differentiated zone, which is named "midbrain call area" or "area C" (De Lanerolle and Andrew, 1974; Seller, 1981). Lastly in the ventral part of the mesencephalon are the two subdivisions of the nucleus isthmi (pars parvocellularis and pars magnocellularis).

Calls have been evoked by the electrical stimulation of points in nearly every part of the mesencephalon with the exception of the zone which is implicated in vision and of the MLd which is an important auditory nucleus. Evoked vocalizations are in general similar to natural calls with however the exception of the Java sparrow. In this species all the evoked calls are similar to the noises produced after bilateral lesion of the syringeal nerves (Seller, 1980). In the House finch and in the quail (Coturnix japonica) calls could be evoked in the two sexes even if they are normally produced by only one or the other (Epro, 1977; Seller, 1981).

The lowest thresholds are found in the ICo (Seller, 1980; De Lanerolle and Andrew, 1974; Newman, 1970; Peek and Phillips, 1971; Potash, 1970). Furthermore, the effects of electrical stimulation of the ICo seem to be specific and the calls evoked do not seem to be the secondary effects of other behaviour (aggression for example). The mesencephalon zone from where calls could be evoked is moreover surrounded by an area, the stimulation of which elicits arousal and fear like behaviour (Seller, 1981).

Other data have reinforced the idea that ICo is the main vocalization control center. Thus Brown (1965) and Delanerolle and Andrew (1974) showed that the ICo bilateral lesion provoked the mutism in the Red winged blackbird and the Chick. It is also known that ICo concentrates the testosterone in the chaffinch (Zigmond, Nottebohm and Pfaff, 1973) and in the Zebrafinch (Poephilla guttata: Arnold, Nottebohm and Pfaff, 1976). The ICo predominance is however now questionned especially after the works of Nottebohm, Stokes and Leonard (1976). These works which are based on lesions and marking techniques have shown that, at least in the canary, unilateral lesions of the ICo do not disturb the song and that furthermore this nucleus is not situated on the main and direct vocal efferent tractus.

(b) Results of neuroanatomical studies

These studies were conducted in the canary mainly by use of marking techniques.

(b1) The efferent vocal pathway

The most noteworthy result is the demonstration of the existence of a direct telencephalo-bulbar tractus (Fig.7).

Insert Fig.7 about here

The nXIIts indeed receives fibers coming from a nucleus situated in the archistriatum: the Nucleus Robustus Archistrialis (RA). This tractus from RA to nXIIts is strictly ipsilateral. This is not the case in the parakeet whose RA projects onto both the ipsi and contralateral nXIIts (Nottebohm, 1980a). Such a direct tractus is rare among vertebrates.

It must be noted that archistriatum is generally considered as the mammalian amygdala homologue. In fact Zeier and Karten (1971) showed that only the posterior third of the Archistriatum projects on the hypothalamus. Fibers coming from the two anterior thirds are joined to a long descending tractus: the occipito-mesencephalicus tractus (OM). According to Karten and Dubbeldam (1973) OM would be the homolog of the Bagley bundle found in ungulates. Data obtained by Nottebohm et al. (1976) show that the RA sends fibers into this tractus and not into the hypothalamus: RA thus belong to the non amygdalian part of

the archistriatum.

One part of the fibers coming from RA and joining the OM left this tractus at the mesencephalon level to go to ICo. In fact these fibers project on an ICo sub nuclei called the nucleus dorsomedialis (DM). This projection has been shown in the Zebrafinch (Gurney, 1981) and in the canary (Nottebohm et al., 1982). DM projects in turn on the nXIIts. At the present time it is not known if this projection, which is parallel to the main tractus is uni or bilateral.

In the telencephalon all the pathways between the different vocal nuclei are ipsilateral. In particular RA receives a strong projection of another telencephalic nuclei called the hyperstriatum ventralis pars caudalis (HVc). The HVc topographic organization seems to be preserved in RA. HVc also sends bundle of fibers towards two other centers. The first projection is constituted of a very small contingent of fibers which leaves HVc to go to a very restricted, rather poorly defined, more rostral area. Owing to its localization this area has been named field avalanche (Av). Nottebohm et al. (1976) do not consider Av as a significant projection of the HVc. The second, strong projection goes to a group of cells of the lobus paraolfactorius which until this study has not been described in other species. Stokes et al. (1974) named it "area X".

BU LILLE

(b2) Other nuclei and anatomical relations between vocal nuclei

HVc receives projections from three nuclei (Fig.8).

Insert Fig.8 about here

The first comes from a nucleus of the anterior neostriatum called the nucleus magnocellularis of the anterior Neostriatum (MAN). More posteriorly another nucleus of the neostriatum, the nucleus interfacialis (NIf), adjoins the field "L" of Rose. The field "L" represents the ultimate relay of the auditory pathway (relations between the auditory pathway and the vocal tractus will be evoked below). The third projection arises from the diencephalon: it is a bundle which originates in the nucleus uvaeformis (UVa).

Two bundles leave area X. The most important tractus joins RA in its dorsolateral part, the second goes towards the thalamus and

projects onto the nucleus dorsolateralis anterior pars medialis (DLM). This nucleus is close to the nucleus Ovoidalis which is the auditory diencephalic relay. Area X could thus be implicated in auditory processes. It has also been shown that some HVc neurons respond to auditory stimulation and that it is these neurons which project onto area X (Katz and Gurney,1981).

The MAN is situated above area X. Two parts may be distinguished in this nucleus: the lateral MAN and the medial MAN. The lateral MAN sends fibers both onto the RA and the lateral HVc or onto adjacent tissues (Fig.9).

Insert Fig.9 about here

Medial MAN projects on medial HVc. There seems to be no connections between the two parts of the MAN: they thus could receive different projections and then act as two different separate nuclei (Nottebohm, Kelley and Patton, 1982). The MAN borders are less clearly defined in females. There could therefore be a sexual dimorphism at this level. In the zebra finch it has been shown that the MAN projects onto Area X (Gurney,1982).

The last two groups of cells which possess direct relations with one of the efferent vocal tractus's relay (HVc) are the NIf and the UVa. In addition to this bundle UVa projects onto the NIf and receives ipsi and contralateral fibers coming from a crescent of motoneurons innervating the larynx. It also seems that the right UVa sends fibers onto the contralateral UVa but the reciprocal projection has not been shown (Nottebohm et al., 1982).

The auditory tractus has been extensively described by Boord (1969). There do not seem to be any direct connections between the nuclei of the vocal tractus and the auditory relays. However the two systems are probably not completely independant. In actual fact, relations of proximity do exist at different levels. Thus the MLd is surrounded by the ICo. The DLM, a diencephalic nucleus situated near the nucleus Ovoidalis, receives fibers coming from Area X which itself receives projections from the auditory neurons in the HVc. Lastly, at the telencephalic level (Fig.9), elements known at the present time

show that the relations between the auditory and the vocal systems are more complex than it appeared at first sight. Thus the field "L" projects onto a zone surrounding the base of the HVc. Cells, the soma of which is in this zone, send projections towards the field "L" and the HVc at the same time. Cells of a zone surrounding the field "L" send projections towards a zone near the RA.

(IV) The Role of the Different Nuclei

It seems obvious that in oscine songbirds two groups of cells, the HVc and the RA, are directly involved in song control. Indeed these two nuclei generate an efferent tractus which directly projects onto the set of motoneurons which innervate the syringeal muscles (nXIIts). Moreover their lesion provokes some disturbances in the vocal production.

(a) The HVc possesses either motor as auditory neurons

The fact that the HVc possesses two types of neurons, auditory and motor (integrated to the main vocal tractus), makes the interpretation of its role difficult. However McCasland (1983) showed that in the mocking bird (Mimus polyglottos) the HVc neurons fired before the beginning of a syllable and were at rest before the silent intervals. There is therefore a very close relation between this nucleus activity and the vocal production. This author also showed that the temporal organization of the song (song pattern) is allowed by the specialization of the HVc neurons, some of which fire for only a few syllables, many for all syllables and others for about half a second before the outset of song. It must be noted that if the experiments of McCasland showed an HVc activity which is correlated with the song, Paton and Manogue (1982) have shown that the electrical stimulation of this nuclei provoked an intensive activity in the tracheosyringealis nerve but no vocalizations and have no influence on the respiration.

The HVc auditory neurons also act in a specialized manner as shown by McCasland and Konishi (1981) and Margoliash (1983) in several species. These neurons detect in particular changes in frequency and silent gaps between two sounds.

The activity patterns recorded in HVc during singing are not due to these auditory responses and bilateral deafening did affect neither

the song nor the pattern of neuronal activity during the song. Despite this, auditory and motor activities in the HVc are not independant. McCasland has shown that motor activity begin before the onset of the sound elements and terminated before the end of the sound. This pattern of activity in the singing bird is not affected by the simultaneous audition of sounds. On the contrary the auditory activity of the HVc neurons occurs predominantly at the end and after the song elements. Thus there is no auditory response when the bird sings. Moreover, after a song of normal duration, auditory responses are inhibited during serveral seconds. Despite this inhibition recorded in the HVc the bird is still able to heard sound stimuli and to respond behaviorally to these sounds.

(b) The HVc and the learning process

Many species learn to sing by comparing their own song with a memorized model. This necessarly implies an auditory feedback for song development and therefore the connections between the motor system and the auditory tractus. The HVc which possesses the two types of neurons seems to be in a good position to ensure these connections. It must also be noted that the HVc is only found in the brain of oscine songbirds. These birds are able to imitate and develop abnormal song when they are isolated. Birds in which isolation does not disturb normal song development (sub oscines) do not possess this nucleus (Nottebohm, 1980a). Non passerine orders also generally lack this nucleus as they also lack RA and area X with however at least two exceptions: the parakeet (Melopsittacus undulatus) and the hermit humming bird (Phaethornis longuemareus). These species are indeed able to imitate and Paton, Manogue and Nottebohm (1981) have shown that at least the parakeet possesses structures analogous to HVc and RA.

The HVc may thus play a part in the organization or the expression of the song motor program during the learning process. As regards this point, the effects of a bilateral lesion of the HVc corroborate this hypothesis. Indeed, despite a reduction in the locomotory activity this lesion does not modify the bird's general behavior. In the presence of a female, the male adopts the typical song posture but only produce few hoarse sounds. The absence of respiratory disorder shows that the syrinx performs normally during respiration. Thus the

motivation for singing remains but the bird seems unable to send the motor orders required for the vocal production. This behaviour was named "silent song" by Nottebohm, Stokes and Leonard (1976).

Unilateral HVc lesions have different effects according to the side severed. It appears that after the right HVc destruction, the bird is still able to produce between one third and three fifth of the previously emitted syllables. Furthermore the general song structure is preserved. Conversely the left HVc destruction provokes the disappearance of almost all the syllables and the bird is unable to produce a correct and stable song (Nottebohm and Nottebohm, 1976). Thus the lateralization phenomenom observed at the peripheric level seems to exist also in the Central Nervous System. However, according to McCasland (1983) both the right and the left HVc show the same patterns of neural activity during the song. This bring the hemispheric lateralization in question at least in its simplest form: neural activity during the song in the dominant left side and no activity in the right side. This will be discussed in the conclusion.

(c) The role of the RA

At a lower level, the RA is at the starting point of the efferent tractus leaving the forebrain. The destruction of either right or left RA leads to a dramatic reduction in the number of song syllables and it is impossible to distinguish a more noticeable effect due to one or the other lesion. Nevertheless the left RA lesion provokes a more marked reduction in the frequency bandwidth used by the bird (other unilateral telencephalic lesions, even if they are considerable, do not seem to have any consequence on the vocal production and in particular, lesions of Area X do not disturb vocalisations) (Nottebohm et al., 1976). However the exact function of the RA is not known. It must be noted that the HVc projections on the RA are arranged in such a way that the topographic disposition of the first nucleus seems to be preserved in the second (Nottebohm et al., 1982). The RA may be like a replica of the HVc motor part. HVc auditory neurons which project onto RA do not show auditory response (Katz and Gurney,1981). However, although we do not have any precise anatomical data on this point, the RA does nôt seem to be entirely

independant of auditory influences. In fact a tractus coming from area X projects onto it. The function of area X is not known but from an anatomical point of view it possesses relations with auditory neurons. Furthermore RA also receives, as in the case of HVc, a tractus coming from the MAN. Bottjer, Miesner and Arnold (1984) and Williams and Nottebohm (1985) respectively showed in the zebrafinch that this nucleus plays a role in the song learning at least during a precocial period of the ontognesis and that responses to auditory stimuli could be recorded in it. The RA could thus be implicated in the learning processes via a circuit from where auditory information would not be excluded but which would be different to the HVc circuit.

(d) The role of the other nuclei

The other nuclei have been linked with the vocal command only on account of their anatomical relations with the first two nuclei. However a lot of electrophysiological data tends to confirm the intervention of NIf in the vocal production. Thus McCasland (1983) showed by the study of neural discharges that the NIf as well as the RA and HVc display an activity which is correlated with the song phases. The analysis of the latencies between the neural discharges and the beginning of the song shows that the transmission of motor orders is made from the NIf to the RA via the HVc. The NIf seems to receive afferences only from the UVa. However the bilateral lesion of UVa does not disturb the song. Besides UVa as well as MAN and area X does not show any activity during the song. Thus the NIf could be at the source of the song pattern.

Concerning the MAN, Bottjer, Miesner and Arnold (1984) have shown that, in the zebrafinch, this nucleus plays a role during the precocious phases of song learning. Indeed its early bilateral destruction greatly disturb the bird's vocal production. When this lesion is delayed, at the end of the subsong period (from 55 to 90 days of age) the disturbances are proportional to the individual song development. After 90 days of age the lesion does not disrupt normal song production. The MAN lesion effect displays therefore an accurate correlation with song development. Recently Williams and Nottebohm (1985) have shown, in adult zebrafinches, that the MAN receives a projection coming from a restricted area within the dorsal thalamus.

Responses to auditory stimuli can be recorded within the two zones which could therefore participate to the analysis of auditory informations. Whatever the case the MAN seems to be implicated in the early song learning processes, perhaps in the transcription mechanisms which allows the motor output to become functional through the comparison with the auditory template.

At the diencephalic level the UVa function is still totally misunderstood. Despite its anatomical relation with the NIf and HVc, UVa do not seem to directly participate in the vocal command. Indeed bilateral destruction of this nucleus does not disturb the song. Furthermore no electrophysiological activity correlated with the song has been registered in this nucleus (McCasland, 1983; Konishi, 1985). However it is interesting to note that UVa probably receive informations from a motoneuron crescent which projects onto the larynx (Nottebohm, Kelley and Paton, 1982). UVa could therefore be implicated in a process which allows the central nervous system to integrate informations coming from otherparts of the respiratory system. Its diencephalic position pleads in favour of this hypothesis.

The connections between the telencephalic nuclei and in particular between the NIf, the HVc and the RA are, at least in the canary, strictly ipsilateral. This is just the same for the direct tractus RA-nXIIts. However it is obvious that both the left and the right efferent tractus play a role in the vocal production, and the song syllables produced under the control of one TS perfectly combine with the syllables produced by the other side. There should therefore be a structure which receives the motor orders from the two sides and which carries out this coordination. Bilateral connections between the vocal nuclei do exist in the Mesencephalon and in the medulla. Concerning the Mesencephalon,it is known that the DM, which is a sub-nucleus of the ICo,receives a projection of the RA and that each ICo projects onto the contralateral ICo. This group of cells appears therefore to be a good candidate for the regulation of the bilateral song command . As mentionned above, ICo has been considered for a long time as the main song control center. It is in fact in this structure that electrical elicited vocalizations can be obtained with the lowest threshold. Furthermore elicited vocalizations are in general similar

to natural ones. Lastly, after the bilateral destruction of the ICo the bird is unable to produce any vocalization. Nevertheless this predominant role in the bilateral regulation of song is questionned by the fact that unilateral lesions of this nucleus have only minor effects on the song production (Nottebohm et Al. 1976). It is thus unlikely that ICo plays an important role in the processes involved in the coordination of the information coming from both the efferent vocal tractus. It must be noted that the above cited lesion experiments concern the total ICo and not only the DM which is apparently the sole group of cells directly integrated in the vocal tractus. However we know that ICo electrical stimulations appear to be very efficacious at evoking vocalizations but also at provoking an augmentation of the respiratory rythm at the same time(Jahnke and Abs, 1982). Besides ICo is surrounded by the nucleus mesencephalicus lateralis, pars dorsalis (MLd) which is the mesencephalic auditory relay. Although ICo does not seem to be directly involved in the vocal production, the fact that its bilateral destruction drasticaly affects the vocalizations may reveal important relations between the information coming from the vocal tractus and that coming from other systems i.e. respiratory or auditory systems.

(e) The NXIIts: a motor nucleus involved in song perception

Whatever the case the above elements seem to indicate that the bilateral regulation role is assumed by the nXIIts which is the "lowest" vocal nuclei. Indeed a commissure does exist at this level and links the two parts of the medulla. It has been named "Commissura infima". Though it remains to be proved on an anatomical plan, motoneurons or interneurons of each nXIIts may send fibers onto the contralateral nXIIts (Nottebohm,1980a). It is of interest to note that the nXIIts receives projections from both the efferent tractus coming from either the RA or the DM. This nucleus is thus placed at a point to which all the information coming from the above relays converge. Furthermore the volume of the left nXIIts is significantly higher than that of the right one (Nottebohm and Arnold, 1976). It thus would be of interest to know if this phenomenom can be related to a higher motoneuron number. It is known that the left-half syrinx produces more song syllables than the right one. This would result,

among other things, from a better control of this half- syrinx musculature. This control may be exerted either on a higher number of motor fibers or by a reduction of the number of motor units driven by each nervous fiber.

In budgerigars the different organisation of the telencephalic efferent pathways poses another problem. Indeed, crossed projections from RA onto nXIIts might be organised in two ways. First the inputs coming from RA can converge onto the same set of motorneurons of each nXIIts, second, ipsilateral inputs may arrive onto one set of motorneurons and contralateral inputs onto another, separate set. Data obtained by Paton and Manogue (1982) more closely agree with the first, convergence hypothesis.

Another role of the nXIIts may be to analyze sound stimuli. Williams and Nottebohm (1985) have shown that units in this nucleus respond to pure tones. According to these authors these auditory responses are dependant upon the location of the recording site and the type of syllables. This is interesting since that, at least in the domestic fowl (Youngren and Phillips, 1983), the innervation of the different muscles of the syrinx is organised into discrete pools of motoneurons. As Williams and Nottebohm asked, do these pools of motoneurons correspond to the location of auditory response?

The responses recorded in the nXIIts have a long latency (45 to 60 ms) and may be mediated by the HVc (whose auditory activity preceeds that in the nXIIts). As it has been said above, auditory responses are also recorded in the dorsal thalamus and in the lateral MAN with latencies longer than that in the nXIIts. According to Williams and Nottebohm these two nuclei may carry recurent information from the nXIIts to the telencephalic level.

IV. UNSOLVED PROBLEMS AND CONCLUDING REMARKS

(I) The Vocal Production

Many elements are still obscure concerning the mechanisms at the origin of bird vocalisations. None of the models proposed so far to explain the working of the vocal organ of the bird is satisfactory and this for several reasons. The first is obviously linked to the fact

that the anatomy of the syrinx differs according to the species, and in particular the number of muscles called into play in commanding this organ is partly responsible for its shape and its working (Gaunt, 1983a). The role these muscles play is not however fully understood. The activity of the extrinsic muscles seems to explain to a certain extent the working of the syrinx of non-oscine passerines. But this is not really the case for the intrinsic muscles. It should be pointed out that at the present time the existence of an afferent nervous component has not been clearly demonstrated. It seems however difficult to imagine that these muscles might exert any control over vocalisation without any somesthetic feedback and this even more so when we consider the remarkable vocal performances of birds.

Another important reason lies in the difficulty of fixing the real origin of the sound. Are sounds due to tympaniform membrane vibrations or to vortices provoked by either a deformation of the bronchii or protrusion of the labium. The vibratory nature is more commonly accepted but the vibrations of a biological membrane are difficult to study or simulate. Probably "surface" vibrations create extremely complex sounds. Casey and Gaunt (1984) stated that if the tympaniform membrane is stretched along one of its axes, which may be the case during appropriate contractions of syringeal muscles, then it will acquire the shape of a string. The acoustic spectra produced by the vibrations of such a string is in accord with the acoustic spectra found in many bird songs. Therefore vibration of a string may be a more accurate model than the classic one. However vortex formation also explains the production of pure sounds which is very common in birds. In fact possibly different species chose one or other possibility or even a combination of the two. It should be noted that none of these models has been experimentally verified and that the role of structures such as the labium and even the trachea needs to be defined.

(II) The Question of the Lateralization of the Nervous Command

Concerning the nervous command, the last fifteen years have brought many datas. In particular several studies showed that the nuclei involved in the vocal command are discrete and well individualized.

Such an organisation represent an advantadge for the physiological studies. Nevertheless one of the most interesting finding to come out of the study of the nervous command of the syrinx consists in the demonstration of a strong lateralization in some species. In fact different works on the syrinx innervation have shown that the command may be either bilateral or uni and ipsilateral. When the innervation is bilateral, as is the case among psittacidae, the experimental section of the TS has shown that both sides of the syrinx play an equal role in vocalization control and that each side is able to ensure vocal production alone. In oscine songbirds the innervation is uni and ipsilateral. Section experiments thus show that the two sides are not equivalent and the number of syllables produced by the left side is greater than that produced by the right side. However in some cases when the section is precocial, the right side may completely replace the left and thus produce the whole song.

In the adult canary, telencephalic lesions seem to corroborate the existence of a lateralization phenomenom. Indeed the lesion of the left HVc has more drastic effects than lesion of the right one. However despite this effect on the vocal production the canary shows an important capacity for recuperation: seven months after the right or the left HVc destruction the bird is again able to produce a normal song with however a slight but lasting diminution in the variety of its song repertoire after the left HVc lesion. The lesion of the right TS in the same bird when it is two years of age, that is to say at a moment when it is emitting its new repertoire, provokes a dramatic degradation of its vocal performance (Nottebohm, 1980a). This shows that the right TS has taken over the song control. It thus appears that after the lesion of an element (HVc or ts) of the dominant side, the opposite efferent tractus is able, alone, to control the song production. Moreover the new repertoire developed after an HVc lesion is more varied than that emitted after functionnal recuperation of the left trachosyringealis section. This may result from atrophy or disappearance of the nXIIts motoneurons (Nottebohm, 1980a). Such a disparition would disturb interactions between the right and left nXIIts and thus the integration of the information (motor or auditory) coming from both the efferent tractus and from which the repertoire

variety depends. Conversely the destruction of the left HVc preserves this interaction and when the right HVc takes over its outputs are send to nXIIts which are functionnally complete.

The concept of the left dominance has recently been questionned by McCasland (1983). This author showed that the patterns of neural activity are identical as well in left and right hypoglossal nerves as in left and right HVc. Thus it seems that both the two syringeal halves receive the same messages. If this is true, the both sides would normally be involved in the production of all syllables. By plugging right or left bronchus, McCasland has shown that birds with only one half syrinx are able to produce song of normal length with a normal timing pattern. According to McCasland the lateralization of the song production would be the result of an asymmetry in air flow (the left side contributing more power) and therefore of a threshold phenomenon. Thus both sides of the syrinx may contribute to the same components but at different power levels. As a consequence some syllables (high power) would be produced at a lower level or not at all by the right side. For these reasons McCasland suggests that the lateralisation of the song control results rather from quantitative than from qualitative differences. The fact that there is no anatomical difference between right and left HVc (and RA and Area X, Nottebohm and Arnold,1976; DeVoogd and Nottebohm,1981) corroborates this idea. McCasland also suggests that the fact that the two sides of the syrinx receive the same messages is incompatible with the two-voice theory of Greenewalt. However it has been shown that, after either bronchus plugging (McCasland, 1983) or TS section (Nottebohm, Manning and Nottebohm, 1979), the bird is still able to produce two non-harmonically related sounds. For McCasland this suggests that a single internal tympaniform membrane can produce two unrelated sounds. Such an affirmation poses again the problem of the sound production mechanism. In fact, it seems more simple to evoke the possibility that the "second sound" is produced by another structure: the external labium for example. Another possibility may be that the detection of a second fundamental frequency is an artifact linked to the sonographic analysis method as it has been proposed by Gaunt (1983b).

It must be remembered that in budgerigars the projections from RA

onto nXIIts are bilateral. The organisation of the efferent pathways is therefore quite different than in oscines. This may be an advantage since such a difference allows us to compare birds whose syrinx acts as a unique sound source (Psittacidae) and birds whose each half syrinx acts in independant manner. Such a comparison would also be of interest for another reason: despite the fact that the vocalization of the Psittacidae are less documented than those of oscine, it is well known that several species perform duets (see Farabaugh, 1982 for a review on duetting). Duets are elaborate, precisely tuned vocalizations performed by the two birds of a pair which, in many species, allow mate recognition and involved a period of learning during bond formation. These duets are thus remarquable examples of motor and sensory learning. In some tropical duetting birds it has been shown that in females the song control regions are quite similar in size and number to those of males, in contrast to zebra finches and canaries (Brenowitz, Arnold and Levin, 1985). At the present time the anatomy of the Central Nervous System of the first species is not well known. The use of stereotaxic apparatus, specially designed to be adaptated to the particular anatomy of the psittacidae headskull (Delsaut and Roy, 1985),would allow the study of the brain of these species.

(III) A Necessary Reinterpretation of the Left Dominance

The results of McCasland show that the concept of the lateralization of the vocal production needs to be reinterpreted. Indeed these data suggest that the left dominance results rather from peripheral than from nervous factors. Such a possibility exists but, in this case, why is the left side always the dominant side, that is to say why is the left airflow always more powerful? As there is no noticeable difference in the anatomy of the two syringeal halves, the origin of this asymmetry must be researched elsewhere. Two possibilities may be suggested. First the bird can control the bronchial bore diameter on each side. As the muscle mass of the left side is heavier (Lieberburg and Nottebohm,1979) the left dominance may reflect a better control of the bronchial bore. The regulation of the lumen diameter may be exerted through three possibilities: deformation

of the bronchia, protrusion of the tympaniform membrane or protrusion of the external labium. However the lesion of the TS forbid any control of the ipsilateral syringeal muscles and, as a consequence, according to this hypothesis, the control of the air flow and of the sound production. Non modulated sounds are only noted after the left TS lesion, never after the right TS lesion. These sounds have been interpretated as the result of the poorly controled oscillation of the internal tympaniform membrane. This seems to indicate that the air flow is more important towards the left bronchia. Moreover the same lesion on a young bird does not provoke such noise emission. It therefore seems that,during ontogenesis, the bird is able to modulate the air flow in such a manner that the inoperant bronchia is maintained silent. This modulation is necessarly done before the syrinx since the tracheosyringeal nerve lesion forbids any control of the tympaniform membrane. The second possibility which can be evoked to explain the asymmetry is therefore a difference between the air flow expulsed through either the left or the right bronchia. It would be of interest to record the airflow expulsed during the song in a bird with one or the other TS severed.

Whatever the case we do not know, at the present time, why the left dominance exist and what is its role. Also, if we agree with the hypothesis which emphasize the peripheral factors, the interpretation of some results is difficult. For example, the lesion of the left TS do not disturb the vocalizations of a chaffinch as providing it is done before the juvenile song period. This shows that the two sides are potentially equivalent. The same lesion, carried out in an adult bird, has long lasting effects on the vocal production. The age at which the lesion is done is therefore a determinant factor. However in the adult canary the right side is able to take over the song control as well after the lesion of the TS as after the lesion of the HVc. Is this capacity for recuperation linked to the fact that the canary is able to modify its repertoire at the begining of each mating season and to the fact that correlatively the HVc and RA volumes fluctuates according to the modifications of the blood testosterone level (Nottebohm,1980b; Nottebohm, Kasparian and Pandazis,1981) ? In other words, is this astonishing nervous plasticity responsible of the

capacity for recuperation observed in the canary? If this is the case, how peripherical and central factors do interact?

The shifting of the control of the song production poses another problem. Indeed, how the opposite side may be informed of the HVc or TS lesion? The nXIIts which centralize as well efferent as afferent informations (motor,auditory,respiratory and possibly somesthetic) could play an important role. Morover each nXIIts may send information onto the contralateral nXIIts through the commissura infima and then towards the intact, contralateral, HVc via the dorsal thalamus and the MAN. According to this hypothesis the MAN would appear to be integrated in a circuit which would control the good adequacy between the motor orders and the auditory informations. Such a control must also exist during the song learning period.This could explain the important disturbances induced by the bilateral destruction of the MAN during the early stages of the ontogenesis.

(IV) Search for Feedback

All these elements lead us to ask how it have happened that the two sides might contribute, in a coherent manner, to vocal production. Indeed some song syllables are produced by the right side and others by the left. This points to the existence of a coordination which would allow the bird to ensure a good adjustment between the two sides.

It has been proposed above that this co-ordinating role may be played by the two nXIIts via the commissura infima. However the motor orders are given by telencephalic nuclei (NIf - HVc - RA) the activity of which is correlated with the different song phases. Now, at the present level of our knowledge, the organization of these nuclei appears to be strictly unilateral. Moreover, at the present time the role of the afferent component from the syrinx is not known. However, at least among oscine songbirds, the song is not innate and the set up of the motor program which allows the bird to copy the memorized parental song requires a learning process which may in some cases be long. Such a learning requires either somesthesic or auditory feedback or both together.

The role of the auditory feedback is undeniable. It has been known

for a long time that song learning is dependant firstly upon the audition of a parental model and, next, upon the audition of its own voice(Konishi, 1965a,b). The organisation of a motor program under the influence of auditory informations is probably favorized by the fact that the auditory tractus possesses some bilateral connections at several levels (Boord,1969; Karten and Hodos, 1967). However this auditory feedback is no longer necessary after cristallization (Konishi, 1965a,b; Nottebohm, 1968). Indeed at this point the deaf bird appears able to sing a normal song for a long time without any perceptible degradation. This may be due to the fixation of the output pattern in the central nervous system but also to somesthesic feedback. In the adult bird, Bottjer and Arnold (1984) showed that eliminating afferent from the syrinx did not produce major disruption in song structure. Thus neither deafening nor elimination of syringeal inputs has drastic effect on vocal production. It seems therefore that singing behavior is controlled by a central motor program. This program may be formed during the course of vocal learning.

The fact that neither the target nor the possible physiological role of the TS afferent component in the control of song are known poses an important problem. This makes difficult the interpretation of the possible role of this syringeal feedback during song learning. This seems to point to the importance of the role of audition during the precocial phases of the ontogenesis. Afterwards, as soon as the motor pattern is established, the vocal central nuclei would become independant of these auditory components. Such a possibility exists: Bottjer and Arnold (1984) have shown that, in adult zebra finches,singing behavior is controlled by a central control program. However it is difficult to imagine that the control of the syringeal muscles, which is required to be extremely accurate for the bird's remarkable vocal performance, can be established under the sole control of an auditory feedback. It is thus of importance to further study the role of the afferent component coming from the syrinx and to know what sort of information these afferent fibers may be carrying.

Besides, there is another argument which casts a doubt on the sole or prominent role of audition. It is indeed of importance to remember that the starting-point for the vocalization is based upon the

activity of the respiratory muscles. This may therefore be at the source of somesthetic feedback.

Konishi (1985) notes that the way in which the respiratory centers interact with the vocal nuclei is not known but that this interaction could lead to the rejection of mechanically impossible vocal patterns. Conversely it seems unlikely to him that respiration directly dictate the vocalization pattern. Some studies however seem to go against a too easy rejection of the respiratory component. Thus Calder (1970) thinks that ,in the canary, minibreath cycles grafted on the expiratory phase allow the bird to slow down the air expulsion during the song and especially during the production of trilled and warbled notes. In the same way, Brackenbury (1978b,c) thinks that such minibreathes could explain the production of pulsed sounds by the skylark (Alauda arvensis), the sedge warbler (Acrocephlus schoenobaenus) and the grasshopper warbler (Locustella naevia). According to Calder (1970) this working mode could be comparable to the panting movements of heat-stressed pigeons. Furthermore Richard (1971) showed that the center which controls these panting movements is near the midbrain call area. The minibreath interpretation has been contested by Phillips and Youngren (1981) and Gaunt, Gaunt and Casey (1982). These authors put forward a slightly different mechanism in which the mini expiratory movements are not followed by an inspiration phase as proposed by Calder. However that may be, all this points to the fact that it is important to consider the respiratory movements and this is in agreement with the pulsatile model of Gaunt and Gaunt (1977) which brought an explanation to pulsed sound emission. These sounds have indeed a frequency which varies little or not at all but which conversely presents strong amplitude modulations. One of the means by which the bird may control these modulations would be to control the ejected air flow. Although our knowledge of the mechanisms at this level is poor it is very likely that the mechanics of respiration plays an important role in vocal production. This way may be at the source of a great deal of somesthetic feedback. It must also be noted that if the study carried out on oscine songbirds draws attention to the efferent vocal tractus NIf-HVc-RA, this does not prevent some species, which apparently lack any equivalent structures,

from singing. This is the case of the chicken and more generally of those species which do not learn their vocalisations. It is thus possible that during the course of evolution some structures have developed allowing some species to imitate or to learn their vocalizations, which effectively points to the existence of some more accurate control of the syringeal muscles. The idea that such a differenciation actually exists is strengthened by the fact that the electrical stimulation of the HVc provokes an intensive activity in the TS but no vocalization and have no influence on the respiration. On the contrary the stimulation of the mesencephalic relay (ICo) which is found in all species appears to be very efficatious at evoking vocalisations but also at provoking an augmentation of the respiratory rythm at the same time. It would therefore seem that the understanding of the mechanisms involved in vocal production requires further study into the interactions between respiratory centers and vocal nuclei. A step in this direction has been made by Manogue and Paton (1982) who have shown a respiratory gating mechanism within the nXIIts which may lead to an explanation of the problem posed by the use of the same set of motoneurons (nXIIts) during either breathing or singing but this interaction needs to be studied thoroughly also in the other relays.

At a time when fascinating fields are opened up by research into neurophysiological processes present at the birth of behaviour so particular as bird song, it seems necessary and even urgent to more fully understand the working of the syrinx itself and to make coherent what is known about the central command and the syringeal functionning models.

V. SUMMARY

1.The vocal organ of birds is the syrinx. In many birds, it lies at the tracheobrunchial junction and thus may be divided into two parts. This allows some species to produce different sounds simultaneously.

2.Several models have been put forwards to explain the sound production. The most commonly admitted view is that sound are generated by the vibrations of the tympaniform membranes but according to a more recent hypothese, sounds may be produced by vortexes

generated by the passing of the airflow through the bronchial slits.

3.Interactions between song and respiration require further studies.

4.The syringeal musculature is supplied by a branch of the hypoglossal nerve (XII). In many songbirds this innervation is uni- and ipsilateral. In this way the syrinx may act as a double sound source but the left nerve is "dominant". This left dominance may be reversed in case of left nerve lesion during the juvenile song period.

5.The left dominance has been found also at the central level but the fact that the patterns of neural activity are identical as well in left and right hypoglossal nerves as in left and right HVc raises a doubt about the reality of such a mechanisms. Further studies must take into account both the nervous command and the expulsed airflow in each bronchia.

6.The song control system is examined and the role of some nuclei tentatively interpretated.

VI. ACKNOWLEDGEMENT

I would thank Drs. J.M. Coquery, B. Delerm, J.P. Rousseau and J.C. Roy for criticism of this paper.

VII. REFERENCES

ABS, M. (1980). Zur Bioakustic des Stimmbruchs bei Vögeln. Zool. Jb. Physiol. 84, 289-382.

AKERMAN. B. (1966a). Behavioral effects of electrical stimulation in the forebrain of the pigeon. I.Reproduction. Behaviour 26, 323-338.

AKERMAN, B. (1966b). Behavioural effects of electrical stimulation in the forebrain of the pigeon. II.Protection. Behaviour 26, 339-350.

AMES, P.L. (1971). The morphology of the syrinx in passerine birds. Bulletin of Peabody Museum of Natural History 37, 1-194.

ANDREW, R.J. (1973). The evocation of calls by diencephalic stimulation in the conscious chick. Brain Behavior and Evolution 7, 424-446.

ARIENS-KAPPERS, C.U., HUBER, C.C. & CROSBY, E.C. (1967). Comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. MacMillan, New York.

ARNOLD, A.P., NOTTEBOHM, F. & PFAFF, D.W. (1976). Hormone concentrating cells in vocal control and other areas of the brain of the zebrafinch (Poephila guttata). Journal of Comparative Neurology 165, 487-512.

BOORD, R.L. (1969). The anatomy of the avian auditory system. Annals of the New York Academy of Sciences 167, 186-198.

BOTTJER, S.W. & ARNOLD A.P. (1982). Afferent neurons in the hypoglossal nerve of the Zebrafinch (Poephila guttata): Localization with horseradish peroxydase. Journal of Comparative Neurology 210, 190-197.

BOTTJER, S.A. & ARNOLD A.P. (1984). The role of feedback from the vocal organ. I.Maintenance of stereotypical vocalizations by adult zebra finches. The Journal of Neuroscience 4, 2387-2396.

BOTTJER, S.W., MIESNER, E.A. & ARNOLD, A.P. (1984). Forebrain lesions disrupt development but not maintenance of song in Passerine birds. Science 224, 901-903.

BRACKENBURY, J.H. (1977). Physiological energetics of cock crow. Nature 270, 433-435.

BRACKENBURY, J.H. (1978a). Respiratory mechanics of sound production in chicken and geese. Journal of Experimental Biology 72, 229-250.

BRACKENBURY, J.H. (1978b). A comparison of the origin and temporal arrangement of pulsed sounds in the song of the Grasshopper and Sedge warblers, Locustella naevia and Acrocephalus schoenobaenus. Journal of Zoology 184, 187-206.

BRACKENBURY, J.H. (1978c). A possible relationship between respiratory movements, syringeal movements and the production of song by Skylarks, Alauda arvensis. Ibis 120, 526-528.

BRACKENBURY, J.H. (1980). Respiration and production of sounds by birds. Biological Reviews 55, 363-378.

BRACKENBURY, J.H. (1982). The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics. In Acoustic Communication in Birds (Kroodsma D. E., Miller E.H. and Ouellet H., eds.) vol. 1, 53-73. Academic Press, New York.

BRACKENBURY, J.H. (1985). Control of sound production in the syrinx of the fowl Gallus gallus. Journal of Experimental Biology 85, 239-251.

BRENOWITZ, E.A., ARNOLD, A.P. & LEVIN, R.N. (1985). Neural correlates of female song in tropical duetting birds. Brain Research 343, 104-112.

BROWN, J.L. (1965). Vocalizations evoked from the optic lobe of a songbird. Science 149, 1002-1003.

BROWN, J.L. (1971). An exploratory study of vocalization areas in the brain of the Red-winged Blackbird (Agelaius phoeniceus). Behaviour 39, 91-127.

CALDER, W.A. (1970). Respiration during song in the canary (Serinus canarius). Journal of Comparative Biochemistry and Physiology 35, 251-258.

CASEY, R.M. (1981), cited by Gaunt, Gaunt & Casey (1982). Theoretical analysis of tympanic membranes in avian syrinx. Unpublished M.S. Thesis, Columbus, Ohio, Ohio State University.

CASEY, R.M. & GAUNT, A.S. (1985). Theoretical models of the avian syrinx Journal of Theoretical Biology 116, 45-64.

CHAMBERLAIN, D.R., GROSS, W.B., CORNWELL, G.W. & MOSBY, H.M. (1968). Syringeal anatomy in the common crow. Auk 244, 252.

DELSAUT, M. & ROY, J.C. (1985). A stereotaxic headholder for Psittacidae. Journal of Neuroscience Methods 14, 1-4.

DEVOOGD, T.J. & NOTTEBOHM, F. (1981). Sex differences in dendritic morphology of a song control nucleus in the canary: a quantitative golgy study. Journal of Comparative Neurology 196, 309-316.

EPRO, R.A. (1977). Electrically elicited vocalization from the brain of the house finch (Carpodacus mexicanus). Behaviour 60, 75-97.

GAUNT, A.S. (1973). Models of syringeal mechanisms. American Zoology 13, 1227-1247.

FARABAUGH, S.M. (1982). The ecological and social significance of duetting. In Acoustic communication in birds. (Kroodsma D.E., Miller E.H. and Ouellet H., eds.) Vol. 2, 85-124. Academic Press, New York.

GAUNT, A.S. (1983a). An hypothesis concerning the relationship of syringeal structure to vocal abilities. Auk 100, 853-862.

GAUNT, A.S. (1983b). On sonograms, harmonics and assumptions. Condor 85, 259-261.

GAUNT, A.S. & GAUNT, S.L.L. (1977). Mechanics of the syrinx in Gallus gallus: II.Electromyographic studies of ad libidum vocalization. Journal of Morphology 152, 1-20.

GAUNT, A.S., GAUNT, S.L. & CASEY, R.M. (1982). Syringeal mechanics reassessed: evidence from Streptopelia. Auk 99, 474-494.

GAUNT, A.S., GAUNT, S.L.L. & HECTOR, D. (1976). Mechanics of the syrinx in Gallus gallus: I. A comparison of pressure events in chickens to those in oscines. Condor 73, 208-233.

GAUNT, A.S., STEIN, R.C. & GAUNT, S.L.L. (1973). Pressure and air flow during distress calls of the starling, Stennus vulgaris (Aves: Passeriformes). Journal of Experimental Zoology 183, 241-262.

GREENEWALT, C.H. (1968). Bird song: acoustics and physiology. Washington, D.C., Smithsonian Inst. Press.

GURNEY, M.E. (1981). Hormonal control of cell form and number in the Zebrafinch song system. Journal of Neuroscience 1, 658-673.

GURNEY, M.E. (1982). Behavioral correlated of sexual differentiation in the zebrafinch song system. Brain Research 231, 153-172.

HARRIS, C.L., GROSS, W.B. & ROBESON, A. (1968). Vocal acoustics of the chicken. Poultry Science 47, 107-112.

HUXLEY, T.M. (1871). A manual of the anatomy of vertebrated animals. London.

JAHNKE, H.J. & ABS, M. (1982). Vocalization after electrostimulation of the brain of pigeons in relation to heart- and breathing-rates. Behavioral Brain Research 5, 65-72.

KALISCHER, O. (1905). Das Grosshirn der Papagaien in anatomischer und physiologischer Beziehung. Abn. Kön. Preuss. Akad. Wiss 1, 1-105.

KARTEN, H.J. & DUBBELDAM, J.L. (1973). The organization and projections of the paleostriatal complex in the Pigeon (Columba livia). Journal of Comparative Neurology 148, 61-90.

KARTEN, H.J. & HODOS, W. (1967). A stereotaxic atlas of the brain of the Pigeon (Columbia livia). Johns Hopkins Press, Baltimore.

KATZ, L.C. & GURNEY, M.E. (1981). Auditory responses in the zebra finch's motor system for song. Brain Research 211, 192-197.

KONISHI, M. (1965a). Effects of deafening on song development in two species of juncos. Condor 66, 85-102.

KONISHI, M. (1965b). The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-Crowned sparrow. Zeitsfriesch für Tierpsychologie 22, 770-783.

KONISHI, M. (1985). Birdsong: from behavior to neuron. Annual Review of Neuroscience 8, 125-170.

KROODSMA, D.E. & MILLER, E.M. (1982). Acoustic communication in birds, vol. 2 Song learning and its consequences. Academic Press, New York.

DE LANEROLLE, N. & ANDREW, R.J. (1974). Midbrain structures controlling vocalization in the domestic chick. Brain Behavior and Evolution 10, 354-376.

LEMON, R.E. (1973). Nervous control of the syrinx in white-throated sparrows (Zonotrichia albicollis). Journal of Zoology 171, 131-140.

LIEBERBURG, I. & NOTTEBOHM, F. (1979). High-affinity androgen binding proteins in syringeal tissues of songbirds. General and Comparative Endocrinology 37, 286-293.

LOCKNER, F.R. & MURRISH, D.E. (1975). Interclavicular air sac pressures and vocalisation in Mallard ducks (Anas platyrhynchos). Journal of Comparative Biochemistry and Physiology 52A, 183-187.

LOKNER, F.R. & YOUNGREN, O.M. (1976). Functional syringeal anatomy of the mallard. I.In situ electromyograms during ESB elicited calling. Auk 93, 324-342.

MANOGUE, K.R. & NOTTEBOHM, F. (1982). Relation of medullary efferent nuclei to nerve supplying the vocal tract of the budgerigar (Melopsittacus undulatus). Journal of Comparative Neurology 204, 384-391.

MANOGUE, K. & PATON, J. (1982). Respiratory gatting of activity in the avian vocal control system. Brain Research 257, 383-387.

MARGOLIASH, D. (1983). Acoustic parameters underlying the responses of song specific neurons in the white-crowned sparrow. Journal of Neuroscience 3, 1039-1057.

McCASLAND, J.S. & KONISHI, M. (1981). Interaction between auditory and motor activities in an avian song control nucleus. Proceeding of the National Academy of Sciences 78, 7815-7819.

McCASLAND, J.S. (1983). Neuronal control of bird song production. Phd Thesis, Calif. Inst. Technol., Pasadena, California.

MISKIMEN, M. (1951). Sound production in passerine birds. Auk 68, 493-504.

MYERS, J.A. (1917). Studies on the syrinx of Gallus domesticus. Journal of Morphology 1, 165-215.

NEWMAN, J.D. (1970). Midbrain regions relevant to auditory communication in songbirds. Brain Research 22, 255-261.

NOTTEBOHM, F. (1968). Auditory experience and song development in the chaffinch Fringilla coelebs. Ibis 110, 549-568.

NOTTEBOHM, F. (1971). Neural lateralization of vocal control in a passerine bird. I.Song. Journal of Experimental Zoology 177, 229-261.

NOTTEBOHM, F. (1972). Neural lateralization of vocal control in a passerine bird. II.Subsong, calls and a theory of vocal learning. Journal of Experimental Zoology 179, 35-49.

NOTTEBOHM, F. (1976). Phonation in the orange-winged amazon parrot, Amazona amazonica. Journal of Comparative Physiolgy 108, 157-170.

NOTTEBOHM, F. (1980a). Brain pathways for vocal learning in birds: a review of the first 10 years. Progress in Psychobiology, Physiology and Psychology 9, 85-124.

NOTTEBOHM, F. (1980b). Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. Brain Research 189, 429-436.

NOTTEBHOM, F. & ARNOLD, A.P. (1976). Sexual dimorphism in vocal control areas of the song bird brain. Science 194, 211-213.

NOTTEBOHM, F. & NOTTEBOHM, M.E. (1976). Left hypoglossal dominance in the control of canary and white-crowned sparrow song. Journal of Comparative Physiology 108, 171-192.

NOTTEBOHM, F., KASPARIAN, S. & PANDAZIS, C. (1981). Brain space for a learned task. Brain Research 213, 99-109.

NOTTEBOHM, F., KELLEY, D.B. & PATON, J.A. (1982). Connections of vocal nuclei in the Canary telencephalon. Journal of Comparative Neurology 207, 344-357.

NOTTEBOHM, F., MANNING, E. & NOTTEBOHM, M.F. (1979). Reversal of hypoglossal dominance in canaries following unilateral syringeal denervation. Journal of Comparative Physiology 134, 227-240.

NOTTEBOHM, F., STOKES, T.M. & LEONARD, C.M. (1976). Central control of song in the canary Serinus canarius. Journal of Comparative Neurology 165, 457-486.

PATON, J.A. & MANOGUE, K.R. (1982). Bilateral interactions within the vocal control pathway of birds: two evolutionary alternatives. Journal of Comparative Neurology 212, 329-335.

PATON, J.A., MANOGUE, K.R. & NOTTEBOHM, F. (1981). Bilateral organization of the vocal control pathway in the budgerigar Melopsittacus undulatus. Journal of Neuroscience 1, 1276-1288.

PEEK, F.W. & PHILLIPS, R.E. (1971).Repetitive vocalizations evoked by local electrical stimulation of avian brains. II.Anasthetised chickens (Gallus gallus). Brain Behavior and Evolution 4, 417-438.

PHILLIPS, R.E. & YOUNGREN, O.M. (1981). Effects of denervation of the tracheo-syringeal muscles on frequency control in vocalization in chicks. Auk 98, 299-306.

POTASH, L.M. (1970). Vocalizations elicited by electrical brain stimulation in Coturnix coturnix japonica. Behaviour 36, 149-167.

PUTKONEN, P.T.S. (1967). Electrical stimulation of the avian brain (behavioral and autonomic reactions from the archistriatum, ventromedial forebrain and diencephalon in the chicken). Annals of the Academy of Sciences Fenn, A.V. Medica 130, 1-95.

RICHARDS, S.A. (1971). Brain stem control of polypnoea in the chicken and pigeon. Respiratory Physiology 11, 315-326.

SELLER, T.J. (1979). Unilateral nervous control of the syrinx in Java sparrows (Padda oryzivora). Journal of Comparative Physiology 129, 281-288.

SELLER, T.J. (1980). Midbrain regions involved in call production in java sparrows. Behavioral and Brain Research 1, 257-265.

SELLER, T.J. (1981). Midbrain vocalization centres in birds. Trends in Neurosciences 4, 301-303.

SELLER, T.J. & ARMITAGE, S.E. (1983). Diencephalic sites from which calling can be evoked with small currents in japanese quail. Behavioural Brain Research 9, 305-314.

STEIN, R.C. (1968). Modulation in bird sounds. Auk 85, 229-243.

STOKES, T.C., LEONARD, C.M. & NOTTEBOHM, F. (1974). A stereotaxic atlas of the telencephalon, diencephalon and mesencephalon of the canary, Serinus canarius .Journal of Comparative Neurology 156, 337-374.

THORPE, W.H. (1959). Talking birds and the mode of action of the vocal apparatus of birds. Proceedings of the Zoological Society of London 132, 441-445.

YOUNGREN, O.M. & PHILLIPS, R.E. (1978). A stereotaxic atlas of the brain of the three-day-old domestic chick. Journal of Comparative Neurology 181, 567-600.

YOUNGREN, O.M. & PHILLIPS, R.E. (1983). Location and distribution of tracheosyringeal motoneuron somata in the fowl. Journal of Comparative Neurology 213, 86-93.

YOUNGREN, O.M., PEEK, F.W. & PHILLIPS, R.E. (1974). Repetitive vocalizations evoked by local electrical stimulation of avian brains. III.Evoked activity in the tracheal muscles of the chicken (Gallus gallus). Brain Behavior and Evolution 9, 393-421.

WARNER, R.W. (1971a). The syrinx in the family Columbidae. Journal of Zoology 166, 385-390.

WARNER, R.W. (1971b). The structural basis of the organ of voice in the genera Anas and Aythya (Aves). Journal of Zoology 164, 197-207.

WARNER, R.W. (1972). The anatomy of the syrinx in passerine birds. Journal of Zoology 168, 381-393.

WHITE, S.S. (1968). Movements of the larynx during crowing in the domestic cock. Journal of Anatomy 103, 390-392.

WILD, J.M. & ZIEGLER, M.P. (1980). Central representation and somatotopic organization of the jaw muscles within the facial and trigeminal nuclei of the pigeon (Columba livia). Journal of Comparative Neurology 192, 175-201.

WILLIAMS, H. & NOTTEBOHM, F. (1985). Auditory responses in avian vocal motor neurons: a motor theory for song perception in birds. Science 229, 279-282.

ZEIER, H. & KARTEN, M. (1971). The archistriatum of the pigeon: organization of afferent and efferent connections. Brain Research 31, 313-326.

ZIGMOND, R.E., NOTTEBOHM, F. & PFAFF, D.W. (1973). Androgen-concentrating cells in the midbrain of a songbird. Science 179, 1005-1007.

FIGURES CAPTIONS

Figure 1: Ventrolateral view of a passerine syrinx (modified from Delsaut, 1986, La Recherche) .

Figure 2: Schematized view of the syrinx of the Domestic Fowl (Gallus domesticus). The fowl lacks intrinsic muscles. Small arrows show the forces exerted by the extrinsic muscles. Contraction of the sternotrachealis muscle pulls the tympanum towards the pessulus and at the same time draws the pessulus cranially via an effect exerted on the syringeal ligament. The external tympaniform membranes are thereby slackened. They then can produced sound when activated by the airstream. Contraction of the tracheolateralis muscles restore the initial position of the syrinx.

Figure 3: Schematic representation of the syrinx of passerines.

Two models are proposed. The "passive" model (left side) ascribes a dominant role to the extrinsic muscles. Conversly the "active" model emphasises the role of both the intrinsic muscles and the external labium. The small arrow indicates the movement of the labium during the contraction of the intrinsic muscles. Other arrows represent the forces at work during vocalizations.

S = succion force; T = tension of the membrane; P = air sac pressure.

According these two models sounds results of the membrane vibrations.

(Modified from Delsaut, 1986, La Recherche).

Figure 4: Sound production in the Dove.

This bird possesses the two types of tympaniform membranes. According to this model the contraction of the extrinsic muscles modify the configuration of the syrinx. A narrowing is created which produced vortexes. This results in a whistle. The right side represents the syrinx in a vocal configuration.
(Modified from Delsaut, 1986, La Recherche).

Figure 5: Different types of innervation of the syrinx.

The syrinx is supplied by the tracheosyringealis part of the hypoglossal nerve. In oscine (A) the innervation is uni- and ipsilateral. This allows a separate control of each half syrinx. In the chicken (B) fine nerve twigs cross in both direction between the left and the right TS. A third type of innervation is observed in the psittacidae: the right TS crosses ventrally above the trachea to join the left one. This anastomose divided farther into two branchs each of which supplied one side of the syrinx.

Figure 6: Schematic frontal representation of the mesencephalon of the bird.
ICo: nucleus intercollicularis; MLD: nucleus mesencephalicus pars dorsalis; V: ventricle; TEC: optic tectum; IM: nucleus isthmi pars magnocellularis; IP: nucleus isthmi pars parvocellularis; arca C: calling area.

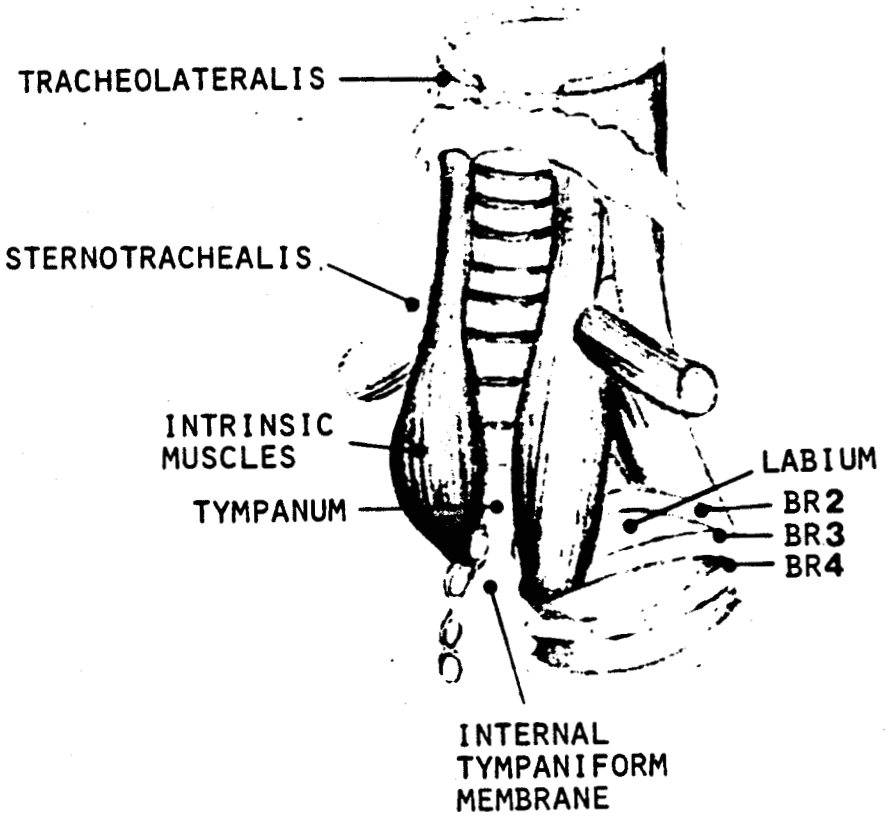
Figure 7: Two fibre tracts leave the HVc. The first projects onto the RA (see the text for nomenclature).

From RA fibres join the tractus occipito mesencephalicus (OM) and project onto the nXIIts. Such a direct telencephalo bulbar tract is rare among vertebrates. At the mesencephalic level some fibres leave the OM and project onto a sub nuclei of the ICo. nXIIts also receives fibres from this mesencephalic nucleus. The second fibres tract leaving HVc projects onto the area X. A third, very small, tract (HVc---.Av) is not represented here. Auditory area are marked with grid.

Figure 8: This figure represents the HVc afferent tracts (thick arrows) and other connections between the vocal nuclei (thin arrows). Auditory areas are marked with grid.

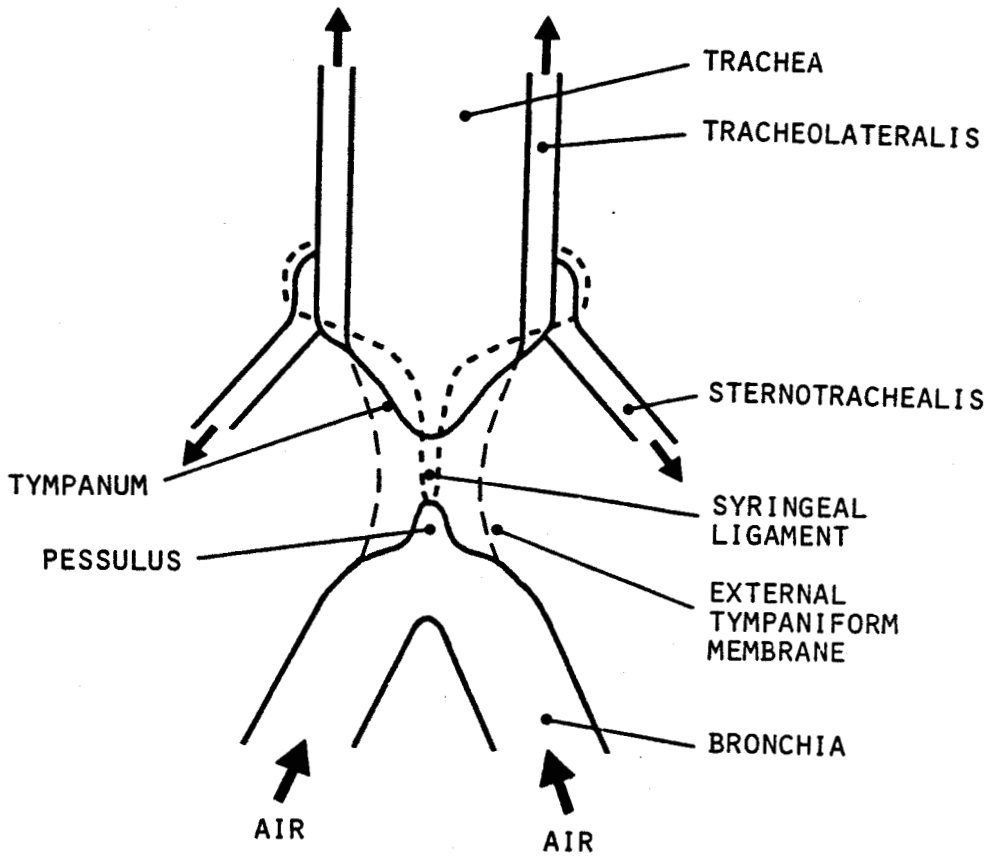
Figure 9: Detailed view of the relation between some telencephalic nuclei.

The relations between the telencephalic vocal nuclei and the auditory relays are not direct. However the two systems are probably not independant. First, neurons of the HVc respond to auditory stimulation and these neurons project onto area X. Area X projects onto RA. Second neurons of the field L project onto a zone surrounding the HVc and cells of this zone project onto the field L and the HVc at the same time.



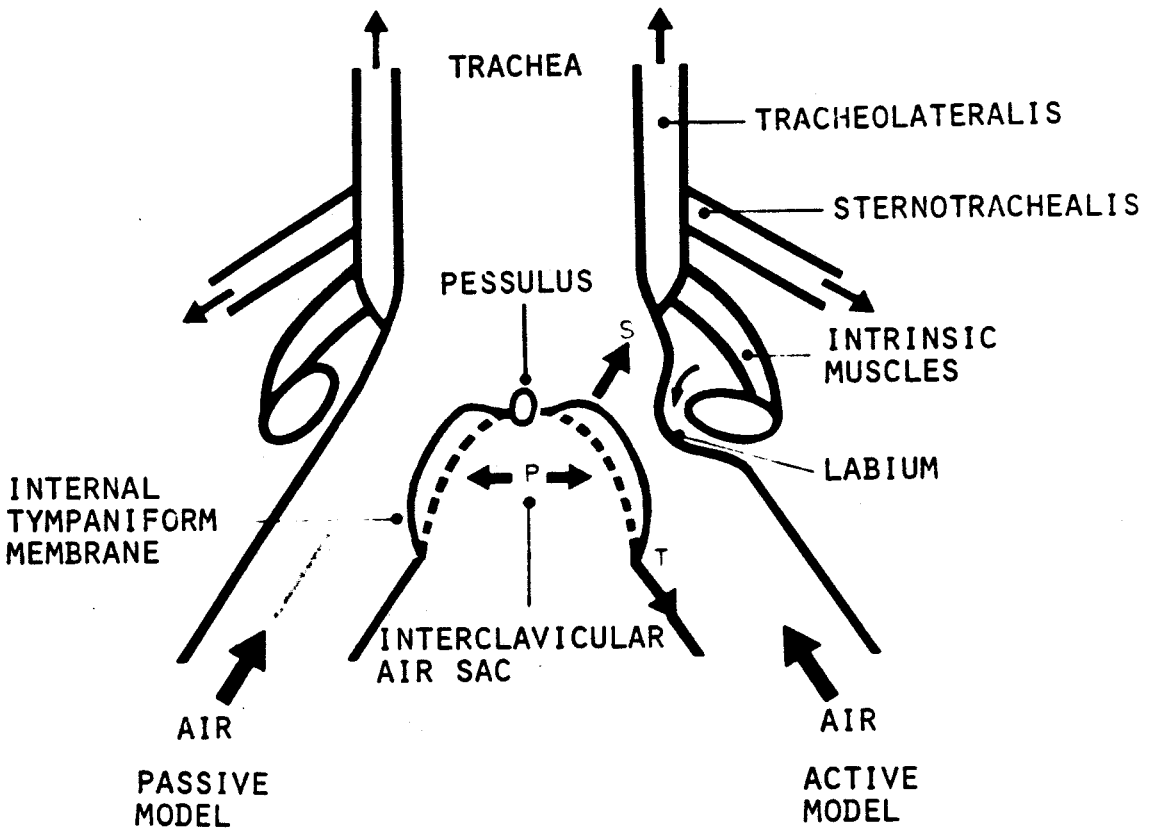
BU LILLE

Figure 1



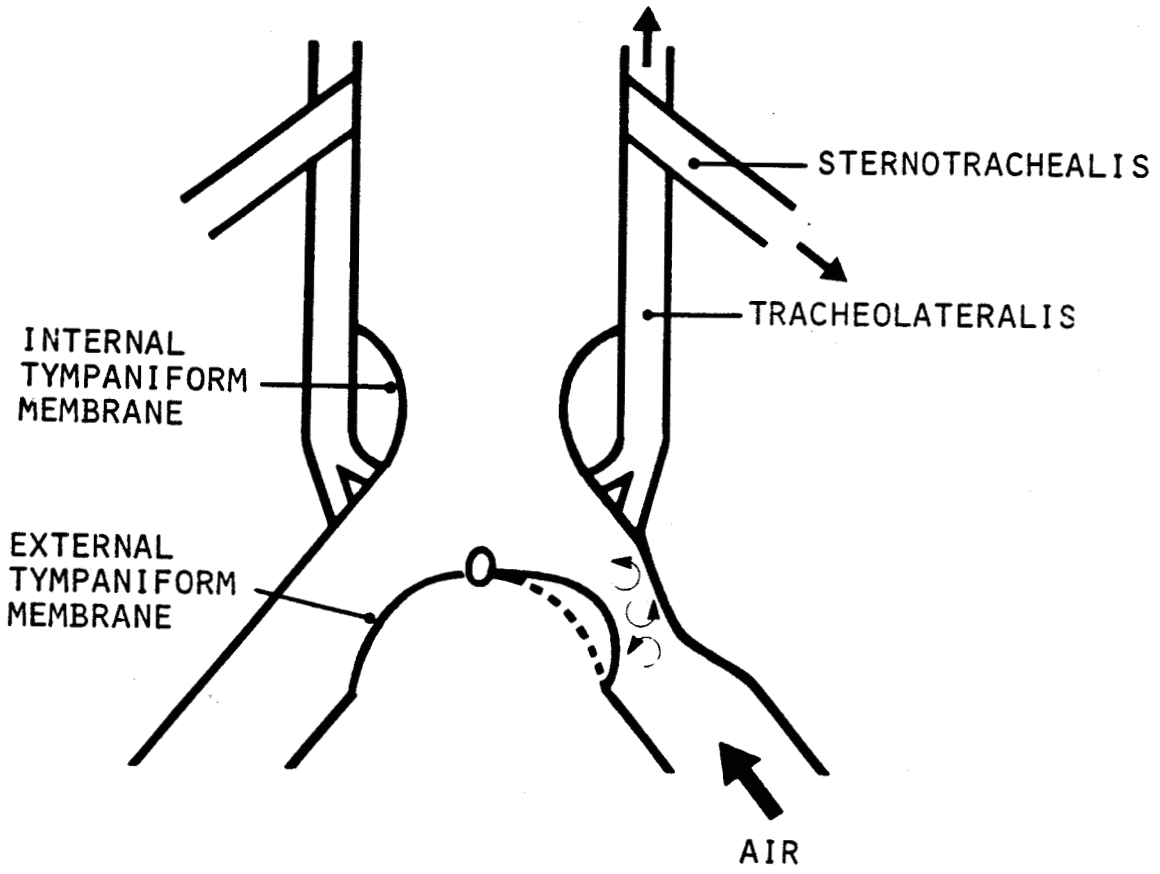
BU LILLE

Figure 2



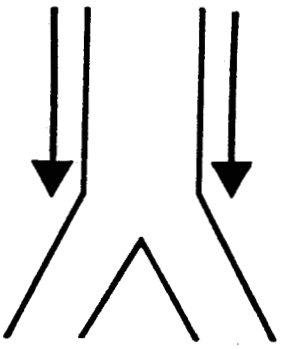
BU LILLE

Figure 3

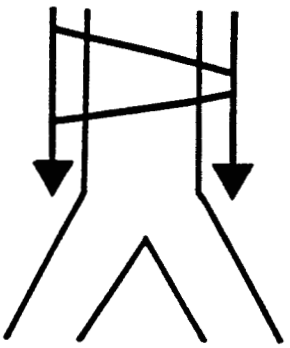


BU LILLE

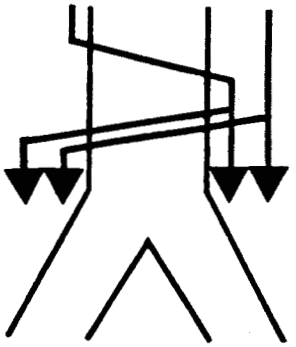
Figure 4



OSCINE



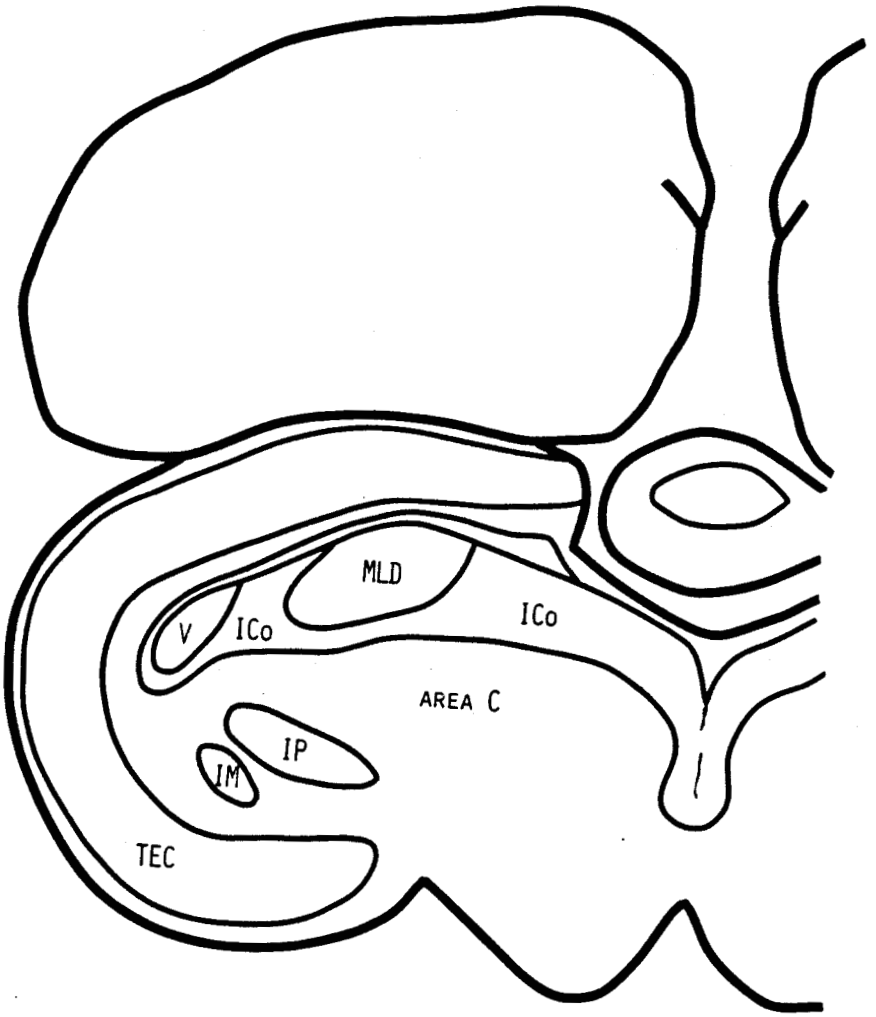
CHICKEN



PARROT

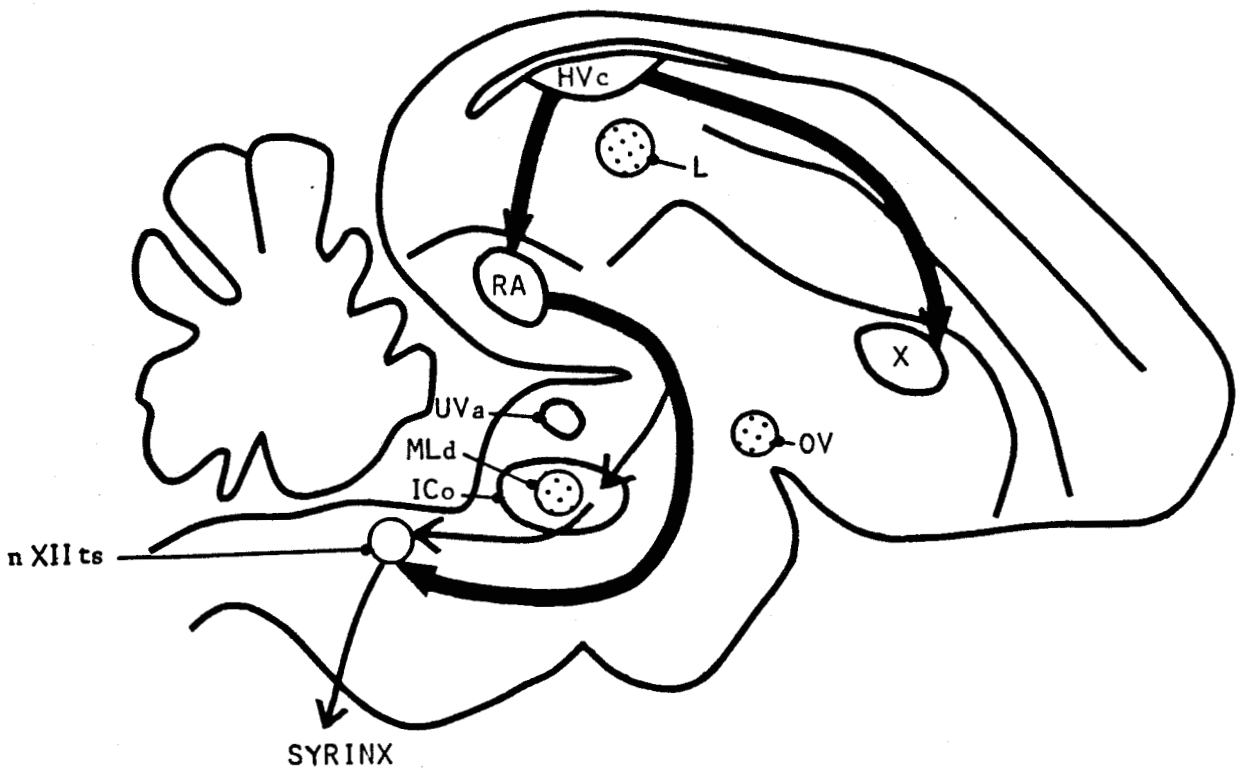
BU LILLE

Figure 5



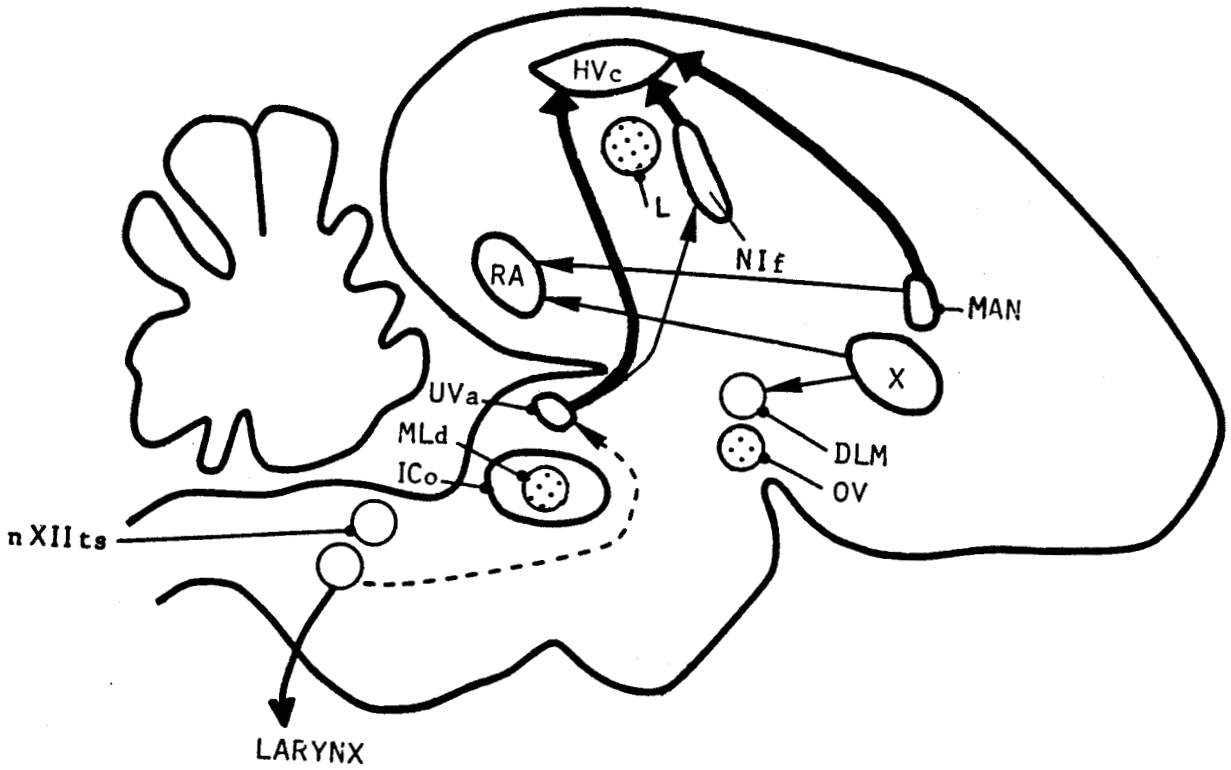
BU LILLE

Figure 6



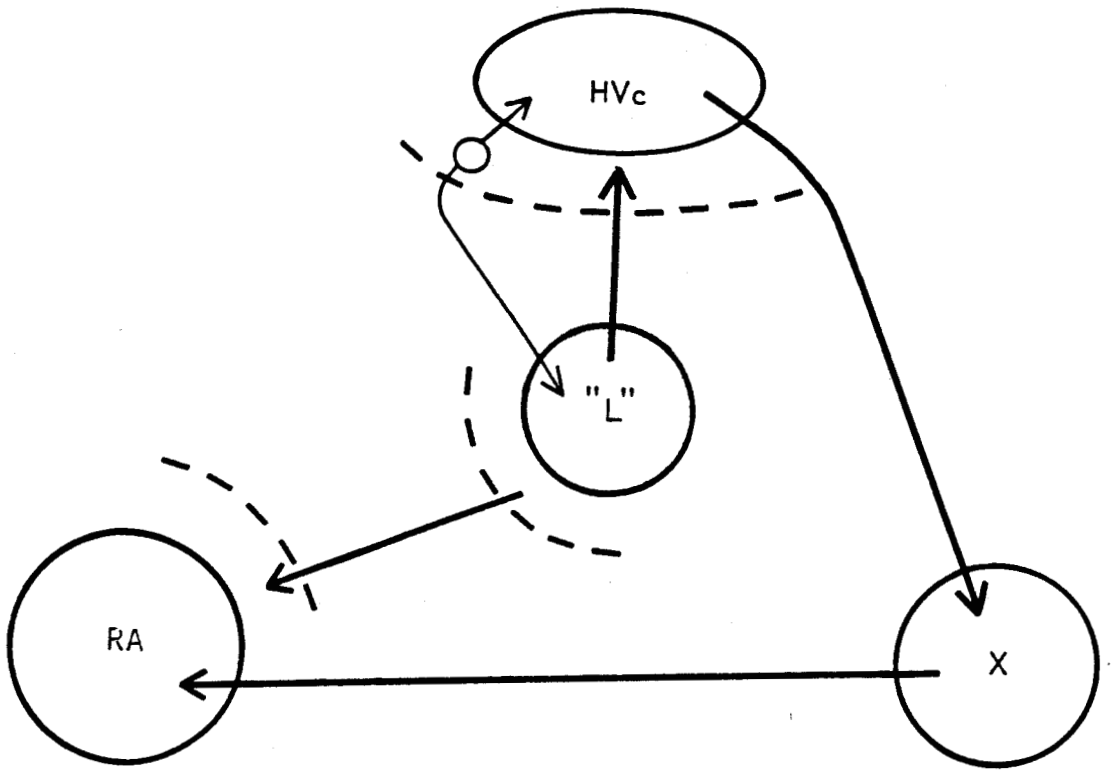
BU LILLE

Figure 7



BU LILLE

Figure 8



BU LILLE

Figure 9

RESUME

RESUME

L'analyse des vocalisations a fait de grands progrès depuis quelques décennies. D'une manière générale cependant, les chercheurs manifestent un intérêt plus marqué pour l'étude de la production vocale que pour la perception des signaux sonores et semblent considérer que les oiseaux sont capables de "comprendre" les vocalisations lorsqu'ils sont capables de les émettre. Pourtant, l'émission d'une réponse adaptée à l'audition de ces vocalisations suppose que l'oiseau

1) identifie le stimulus comme étant spécifique
2) "comprenne" la signification globale du stimulus: attractive par exemple
3) adapte sa réponse comportementale au contexte, par exemple en fonction de l'identité de l'émetteur.

Le problème de la reconnaissance spécifique a été étudié en détail par Gottlieb qui a mis en évidence, chez le jeune nidifuge, l'importance des stimulations prénatales. Ce travail est centré sur les deux autres aspects de l'interprétation d'un stimulus acoustique.

Etude de la reconnaissance acoustique individuelle.

Ce travail a été réalisé sur une espèce sociale: l'Inséparable à face rose (Agapornis roseicollis). Une première étude a permis de confirmer le rôle du cri de contact dans la reconnaissance acoustique individuelle. Par la suite, l'utilisation de techniques de conditionnement a permis de comparer les réactions des oiseaux lors de la présentation de stimulus visuels (V = image spéculaire dans une

glace sans tain) ou auditifs (A = audition des vocalisations d'un congénère par l'intermédiaire d'un interphone ou audition de cris de contact enregistrés). L'appui sur un perchoir permet donc à l'oiseau d'obtenir l'un ou l'autre de ces stimulus, ou encore la présentation simultanée des deux (V + A). Le stimulus visuel constitue un agent renforçateur positif de même que V + A. Au contraire, A constitue un stimulus aversif, dont l'audition est évitée par les oiseaux. Dans les conditions naturelles, le stimulus auditif est associé à une réponse locomotrice qui permet à l'oiseau d'obtenir l'agent renforçateur visuel (V). Dans les conditions expérimentales, ce rôle aversif de A pourrait être dû au fait que le renforcement visuel n'apparaît pas. Ceci est interprété dans le cadre de la "théorie de la frustration" (frustrative non reward). Une étude réalisée avec un son pur, préalablement associé à l'agent renforçateur visuel, a donné des résultats comparables. La valeur attractive du cri de contact pourrait donc être acquise au cours de la vie de l'oiseau grâce à l'association répétitive avec la vision du partenaire. Les caractéristiques physiques du cri de contact variant légérement d'un individu à l'autre, de même que les caractéristiques visuelles de l'oiseau, ceci pourrait expliquer la reconnaissance individuelle. Ceci est discuté par rapport à l'hypothèse de l'habituation, proposée par d'autres auteurs.

Etude chez le jeune nidifuge

La deuxième partie de ce travail a été réalisée sur le poussin de poule (Gallus domesticus) avec des techniques comparables. Il a été confirmé que la vision d'un congénère (V) constitue un agent renforçateur visuel. Contrairement à ce qui se passe chez l'Inséparable, le cri des congénères (A) contitue également un agent renforçateur et n'est pas évité. Les poussins sont capables d'apprendre à effectuer une réponse qui les oblige à s'éloigner de la source stimulante pour obtenir le renforcement. Parallèlement à cette réponse se développe cependant une autre réponse d'approche vers le

stimulus, confirmant que le fait de s'éloigner constitue un "moyen" qui permet à l'oiseau d'atteindre le "but": obtenir l'agent renforçateur. La comparaison de l'efficacité de ces stimulus avec celle d'autres stimulus, artificiels, confirme le caractère spécifique des résultats obtenus avec V. Au contraire, un son pur semble être aussi efficace que A. Le problème de la valeur réelle du gazouillis dans les interactions entre jeunes est donc posé. Une autre étude a permis de montrer que la reconnaissance acoustique est possible chez cette espèce, mais seulement à l'échelon du groupe. Une certaine quantité de stimulations semble être nécessaire pour permettre au poussin cette reconnaissance et il n'identifie pas les vocalisations d'un congénère avec lequel il a été isolé durant une semaine. Le groupe semble être considéré comme une entité supra-individuelle, nécessaire à la survie de l'individu, mais qui n'entre pas en réelle communication avec lui.

Ceci est peut-être à mettre en relation avec la difficulté (ou l'impossibilité), pour un poussin d'associer un son pur avec l'agent renforçateur visuel (chapitre IV) et avec les résultats obtenus lors de stimulations prénatales. En effet, il a été montré que des poussins, expérimentalement naïfs, "préfèrent spontanément" un son pur de fréquence basse (500 Hz) à un autre son pur de fréquence plus élevée (1000 Hz). Des stimulations prénatales, réalisées avec le son de 1000 Hz ne changent pas fondamentalement ce comportement. En revanche, l'association de ces stimulations avec des modifications de l'environnement embryonnaire retarde de manière significative l'expression de cette préférence. L'audition de certains stimulus au cours de la phase tardive de l'embryogénèse, et leur association avec d'autres stimulations, constitue donc un élément déterminant dans le comportement postnatal du poussin. La reconnaissance du groupe, pris dans son ensemble, pourrait donc résulter de cette audition prénatale. La "préférence spontanée" pour les fréquences basses qui correspondent aux fréquences du cri maternel, en dirigeant l'attention du poussin vers l'objet correct d'empreinte, pourrait contribuer à éviter les erreurs d'orientation du jeune après l'éclosion.

Conclusion

La reconnaissance acoustique est discutée dans le cadre de la théorie de la frustration et de l'apprentissage associatif, en opposition à la théorie qui priviligie les mécanismes d'habituation. Le développement de l'interprétation de la valeur globale des vocalisations semble résulter également d'un apprentissage associatif, mais le rôle des prédispositions génétiques est souligné. L'utilisation de ces deux espèces, très éloignées phylogénétiquement, permet de mettre ces résultats en relation avec des différences anatomiques au niveau du système nerveux central. Les données récentes sur la participation de certaines structures centrales dans les phénomènes de reconnaissance acoustique sont discutées.

BIBLIOTHEQUE INTERUNIVERSITAIRE
SECTION DE SCIENCES
LILLE