

Résumé de la thèse

Prosocialité, cognition sociale et empathie chez les psittacidés et les corvidés

Par Agatha Liévin-Bazin

Sous la direction de Dalila Bovet, Manfred Gahr et Auguste von Bayern

Cadre théorique

Depuis la fondation de l'éthologie comme discipline scientifique, les chercheurs se sont passionnés pour l'intelligence animale et son émergence. L'intelligence peut être définie et mesurée par la rapidité et le succès avec lesquels les animaux, humains inclus, résolvent des problèmes pour assurer leur survie dans un environnement naturel et social. De multiples hypothèses ont été avancées pour expliquer l'émergence de l'intelligence. Beaucoup se sont intéressés à la taille du cerveau et ont investigué les contraintes écologiques suffisamment contraignantes susceptibles d'avoir pu provoquer la taille parfois impressionnant du cerveau de certaines espèces par rapport à leurs corps, ce qui est le plus souvent accompagné par des capacités cognitives développées. Le régime alimentaire, le milieu, la taille du territoire ont été avancées. Mais l'une des théories les plus populaires à ce jour est la complexité du groupe social. En effet, vivre en groupe, suppose la capacité à identifier et reconnaître les différents partenaires, mais aussi être capable d'inventorier les différentes interactions des membres du groupe entre eux pour en prendre le meilleur parti. Au sein de ces groupes sociaux, de multiples interactions plus ou moins complexes et plus ou moins inscrites dans la durée peuvent se nouer, incluant des comportements d'entraide, de coopération mais aussi de compétition.

Au sein de ces diverses interactions, un certain nombre de comportements ont suscité l'intérêt des scientifiques : les comportements prosociaux. Ces comportements couvrent le vaste champ des actions qui ont pour but de bénéficier aux autres, comme les comportements d'aide, de réconfort, de partage et de coopération. Les comportements prosociaux impliquent un bénéfice pour le receveur et parfois un coût pour le donneur. On parle dans ce dernier cas de figure d'altruisme. Ces comportements prosociaux ont été observés chez une multitude d'animaux dans différents contextes expérimentaux très différents, comme aider un partenaire à se libérer d'une cage chez des rats, le partage alimentaire chez les grands singes comme bonobos, chimpanzés et orangs-outangs, la résolution d'une tâche par la coopération chez des perroquets ou des hyènes, le toilettage mutuel chez les oiseaux ou les impalas, etc... Cependant, même si de prime abord, ces comportements semblent bénéficier au receveur uniquement, ils ont été sélectionnés au fil de l'évolution, car ils permettent aussi au donneur de maximiser ses gènes et de se reproduire davantage. Il est toutefois malaisé de parler d'égoïsme ou de bénéfices calculés à ce niveau-là.

On parle de causes ultimes, qui ont permis le maintien de ces comportements prosociaux au fil de l'évolution. Plusieurs hypothèses existent pour le maintien de ces comportements : la sélection de parentèle (donner à un apparenté maximise aussi les gènes du donneur), l'obtention d'un partenaire sexuel, la réciprocité des faveurs (si un donneur donne, il aura un retour), l'obtention d'un statut social valorisé, permettant ainsi un accès préférentiel aux partenaires sexuels, et l'évitement des coûts. Si les partenaires punissent les individus qui ne coopèrent pas ou ne partagent pas, agir de manière prosociale est une manière de réduire ces coûts. Par ailleurs, on peut aussi évoquer les causes proximales, qui conduisent directement à motiver l'animal à agir de manière prosociale et améliorer le bien-être des autres. L'une des hypothèses les plus couramment proposée est celle de l'empathie. L'empathie, telle que définie par le primatologue Frans de Waal est la capacité à être affecté et à partager les états

émotionnels des autres, comprendre les raisons à l'origine de ces états et la capacité à se mettre à la place de l'autre et adopter son propre point de vue. L'empathie est donc constituée de trois niveaux de complexité croissante. Le niveau le plus simple, la contagion émotionnelle se manifeste quand un état émotionnel se répand de manière automatique d'un animal à l'autre, sans qu'il y ait forcément compréhension de cet état. C'est le cas lors du bâillement automatique ou lorsque tous les oiseaux effrayés par un prédateur prennent leur envol au même moment. Le second niveau est l'implication compatissante, et se manifeste le plus souvent par le comportement de consolation. Ce comportement a été observé très souvent chez les chimpanzés notamment. Lorsque la victime d'un affrontement montre des signes de détresse (cris), un observateur extérieur s'approche et l'enlace pour lui apporter du réconfort. Des comportements similaires ont été observés chez les loups mais aussi chez deux espèces d'oiseaux, les corbeaux freux (*Corvus frugilegus*) et les grands corbeaux (*Corvus corax*). Le dernier niveau et le plus complexe est désigné par « point de vue empathique » et implique de comprendre l'origine de l'état émotionnel de l'autre et comprendre comment y remédier. Expérimentalement ce niveau a été testé par l'intermédiaire de l'aide ciblée. Un animal est placé dans une situation où il a besoin d'un outil pour résoudre une tâche donnée, ou a besoin d'être libéré d'une boîte où il est retenu prisonnier, et le congénère doit lui venir en aide de manière spécifique.

Ainsi, on peut penser que l'empathie, initialement apparue entre les parents et leurs petits, pour permettre un maintien des soins parentaux et un meilleur taux de survie des jeunes, peut s'être développée entre individus partageant des liens affiliatifs forts, et donc potentiellement émotionnels. Il a donc été suggéré que les individus qui partagent une forte affinité, seraient potentiellement capables d'empathie, et seraient plus prompts à agir de manière prosociale envers ces individus préférentiels. Ces relations privilégiées verraient surtout le jour entre individus apparentés (parents-petits, frères et sœurs), mais aussi entre partenaires de couples,

et entre affilés, des individus qui passent beaucoup de temps ensemble et à échanger des comportements positifs, sans qu'ils soient apparentés ou mus par la volonté de se reproduire. On peut parler « d'amitié » dans ces cas précis.

Des études précédentes ont montré que la prosocialité pouvait être influencée à la fois par le niveau de familiarité partagé par les individus et par l'affinité entre congénères. Ainsi, un rat ne libérera un autre rat que s'il a déjà été hébergé dans la même cage que lui. Chez les singes capucins, plus les animaux sont socialement proches et plus ils sont prosociaux. De nombreux résultats semblent indiquer un lien fort entre relations sociales et prosocialité mais très peu de choses ont été étudiées vis-à-vis du lien émotionnel entre individus. De plus, la majorité des études menées à l'heure actuelle en matière de prosocialité se sont concentrées sur les grands singes, et sur les mammifères en règle générale.

Modèle expérimental

La communauté scientifique a montré récemment un intérêt grandissant pour la vie sociale et émotionnelle des animaux, et des bases cognitives régissant l'expression de ces comportements spécifiques. Ces vingt dernières années, nous avons aussi pu comprendre que nos plus proches cousins, les grands singes, n'étaient pas les seuls à résoudre des problèmes, à gérer des liens sociaux complexes au sein de leur société. D'autres espèces comme les oiseaux, et plus particulièrement les « grands singes à plumes » comme les appellent Emery & Clayton, les corvidés et les psittacidés en étaient aussi capables. Ces oiseaux possèdent proportionnellement à leur taille, un cerveau de la taille de celui des chimpanzés (*Pan troglodytes*), ils vivent vieux (jusqu'à 60 ans pour de grands perroquets comme les cacatoès et les gris du Gabon, 40 ans chez les grands corbeaux), ont une longue période juvénile avant d'atteindre la maturité sociale, et sont capables de résoudre des problèmes complexes dans un environnement changeant. Certains d'entre eux comme les corneilles de Nouvelle Calédonie

(*Corvus monedula*) ou les cacatoès de Goffin (*Cacatua goffini*), sont même capables d'utiliser des outils, des compétences que l'on pensait uniquement réservées aux humains il y a encore quelques décennies. Perroquets et corbeaux, comme les grands singes et d'autres mammifères vivant en systèmes sociaux complexes (éléphants, chauve-souris...) forment des associations dites en « fission-fusion ». Ces groupes ont une structure dynamique : les animaux forment des grands groupes pour passer la nuit et se nourrir, mais se scindent en plus petits sous-groupes (habituellement des couples ou des familles) pour réaliser d'autres tâches en journée. On pense que ce type d'association dynamique, qui nécessite d'interagir à plusieurs moments avec différents individus pourrait être une contrainte suffisante pour avoir provoqué une augmentation de la taille du cerveau chez ces espèces. Cependant, en plus de posséder toutes ces caractéristiques, que l'on suspecte à l'origine de l'intelligence, psittacidés et corvidés, comme beaucoup d'espèces d'oiseaux, sont monogames. Ce qui signifie qu'ils forment des couples fidèles sur le long-terme, au sein desquels des comportements d'entraide et de coopération apparaissent pendant et en dehors des périodes de reproduction. Certains de ces couples durent des années, voire toute la durée de vie des oiseaux. Toutes ces caractéristiques suggèrent que ces oiseaux sont de très bons modèles pour expliquer le lien entre complexité sociale, lien social, affinité et prosocialité.

But de la thèse

Le but de cette thèse est d'étudier le rôle et l'implication du lien social et affiliatif dans la mise en place de comportements prosociaux et empathiques chez des oiseaux de la famille des perroquets et des corbeaux, les deux familles d'oiseaux présentant les capacités cognitives les plus développées connues à l'heure actuelle. Quatre expériences différentes sont décrites au fil des quatre chapitres qui constituent ce travail de thèse. J'ai étudié l'existence de prosocialité chez plusieurs espèces de psittacidés puisque très peu d'études ont été menées chez ces oiseaux dans ce contexte, contrairement aux corvidés qui ont été plus observés. J'ai

aussi évalué le lien émotionnel entre individus, en me concentrant sur la transmission d'émotions négatives d'un individu à l'autre, via la diffusion de cris de détresse de congénère chez les calopsittes, et en confrontant les animaux à des situations nouvelles potentiellement effrayantes chez les choucas.

Chapitre 1 : Partage alimentaire chez les perruches calopsittes (*Nymphicus hollandicus*)

Dans ce 1^{er} chapitre, je rapporte les résultats d'une étude réalisée sur une durée de 3 ans, et qui visait à étudier les relations d'affiliation et leur lien potentiel avec le partage de nourriture chez de jeunes perruches calopsittes (*Nymphicus hollandicus*). Le partage alimentaire entre dans la catégorie des comportements prosociaux qui visent à augmenter le bien-être du partenaire. Dans ce cas de figure, on parle même de comportement coûteux puisque le donneur se prive de nourriture et des apports nutritionnels qu'elle représente. J'ai cherché à savoir si le fait de partager la nourriture pouvait être utilisé comme un signal coûteux pour choisir un partenaire sexuel fiable afin de former un couple. Cette expérience a été reproduite à partir du protocole mis au point par Auguste von Bayern, ma co-directrice allemande, qu'elle avait elle-même réalisée avec des jeunes choucas. Le but étant ainsi de comparer les tendances de partage observées chez ces deux espèces, qui bien que distantes d'un point de vue évolutif, partagent également de nombreuses similitudes sur le plan socio-écologique. Chez les choucas, l'étude menée par von Bayern suggérait que les jeunes choucas partageaient beaucoup quand ils étaient jeunes, puis lorsqu'ils atteignaient l'âge de 2 mois, le taux de partage chutait drastiquement et les oiseaux ne partageaient plus qu'exclusivement avec un seul partenaire qui devenait leur partenaire sexuel par la suite. Il était ainsi avancé que le partage alimentaire servait de signal coûteux mais honnête pour évaluer la qualité d'un futur partenaire et participait à établir les liens de couples chez ces oiseaux.

Dix jeunes perruches calopsittes (5 mâles et 5 femelles) ont été testées au cours de cette expérience. Les oiseaux étaient testés avec deux aliments : soit de la carotte, soit du fenouil, qu'ils préféraient significativement à la carotte. L'expérience visait à donner 10 petits morceaux successifs d'un aliment, en alternant les deux aliments selon les jours de test, à chaque oiseau et d'observer ce que l'animal allait faire de l'aliment. Quatre grandes stratégies ont été observées quant au devenir de l'aliment : soit l'animal le mange seul, soit il le laisse tomber au sol (où l'animal ne pourra aller le récupérer), soit le sujet se fait voler son morceau par un autre oiseau (un vol se caractérise par des comportements agressifs, soit de la part du donneur soit du receveur), ou bien, le sujet partage sa nourriture sans agressivité avec un partenaire. Dans ce cas précis, les deux oiseaux font du bec à bec, et se nourrissent du même morceau de nourriture de manière pacifique.

L'expérience a été reproduite à quatre reprises quand les oiseaux avaient entre 7 et 11 mois pour la 1^{ère} période, quand ils avaient entre 8 et 12 mois pour la seconde période, entre 15 et 19 mois pour la 3^e période et entre 30 et 34 mois pour la dernière période. En conséquence, chaque oiseau a reçu 14 sessions (7 sessions avec de la carotte et 7 autres avec du fenouil) de 10 essais, où un morceau de nourriture correspond à un essai, par période temporelle. Ainsi, je voulais voir l'évolution de ce comportement en fonction de l'âge des oiseaux et si le partage allait bel et bien avoir une influence sur les choix de partenaires une fois les oiseaux devenus sexuellement matures. En parallèle de l'expérience de partage, les relations d'affinité entre perruches ont été quantifiées afin de tester si les animaux affiliés (qui passent le plus de temps ensemble et font du toilettage mutuel) sont ceux qui échangent le plus de nourriture, ou si ces échanges sont influencés par d'autres stratégies évolutives telles que la sélection de parentèle (entre frères et sœurs) ou la sélection de partenaire sexuel (entre partenaire de sexes opposés dans un but reproductif).

Plusieurs résultats majeurs ont découlés de cette étude :

Les perruches calopsittes ont échangé 5180 morceaux de nourriture en tout, au cours des 4 sessions de test : ils en ont consommé 59 %, en ont lâché 28 %, et en ont échangé 13 % avec un congénère : 2 % via vol (avec agressivité) et 11 % via partage alimentaire. Les oiseaux ont préférentiellement partagé le fenouil qui était leur aliment préféré par rapport à la carotte. Ils laissaient aussi plus tomber au sol la carotte qu'ils aimaient moins, par rapport au fenouil.

Par ailleurs, même si la proportion de morceaux consommés et lâchés n'évoluait pas tellement au cours du temps, une tendance bien différente a été observée pour le vol et le partage. Pour ces deux comportements, la proportion d'échanges a chuté drastiquement au fil des périodes temporelles. Les vols étaient très minoritaires mais diminuaient tout de même au fil du temps. On pouvait observer significativement plus de vols lorsque les oiseaux étaient jeunes (période 1) que lors des autres périodes temporelles. Concernant le partage alimentaire, il suit la même tendance. Le nombre de partages chute significativement d'une période temporelle à l'autre. On passe ainsi en moyenne de 6.5 morceaux d'aliment échangés par dyade en période 1 contre à peine 1 morceau en moyenne échangé en période 4. De plus le nombre moyen de partenaires impliqués dans les échanges alimentaires, comme observé chez les choucas, décroissent avec le temps. On passe ainsi de 3.87 ± 0.58 partenaires en période 1 contre 2 ± 0.49 partenaire en période 4. Cependant, contrairement aux choucas, les calopsittes ne sont pas exclusives dans leurs échanges alimentaires, même à la fin de l'expérience, et partagent encore parfois avec plusieurs compagnons. Un autre résultat majeur était que les oiseaux qui partageaient le plus de nourriture entre eux étaient des frères et sœurs, ce qui va dans le sens d'un effet de la sélection de parentèle. Ainsi, les oiseaux partageraient plus avec des animaux qui ont le même patrimoine génétique afin de promouvoir leurs propres gènes et augmenter leur fitness (succès reproducteur et survie). On n'observe pas la même tendance pour le comportement de vol. Enfin, on a pu observer qu'une réciprocité s'instaurait lors du partage alimentaire : quand un animal échange de la nourriture avec un partenaire donné, celui-ci

échange également en retour. On a également pu observer un échange de service, les animaux qui partageaient de la nourriture, échangeaient aussi des comportements socio-positifs, comme des toilettages mutuels.

Ainsi, on a pu observer qu'un comportement prosocial, le partage alimentaire, existait bel et bien chez les jeunes perruches calopsittes hébergées en captivité, et que, comme chez les choucas, ces partages diminuent de manière radicale au cours du temps. Les oiseaux diminuent leurs nombres de partenaires, mais ils partagent beaucoup avec leurs frères et sœurs, ce qui laisserait suggérer que ces échanges façonnent bien les liens sociaux mais ne sont pas forcément indispensables à la formation du couple.

Chapitre 2 : Prosocialité dans une tâche artificielle chez les psittacidés

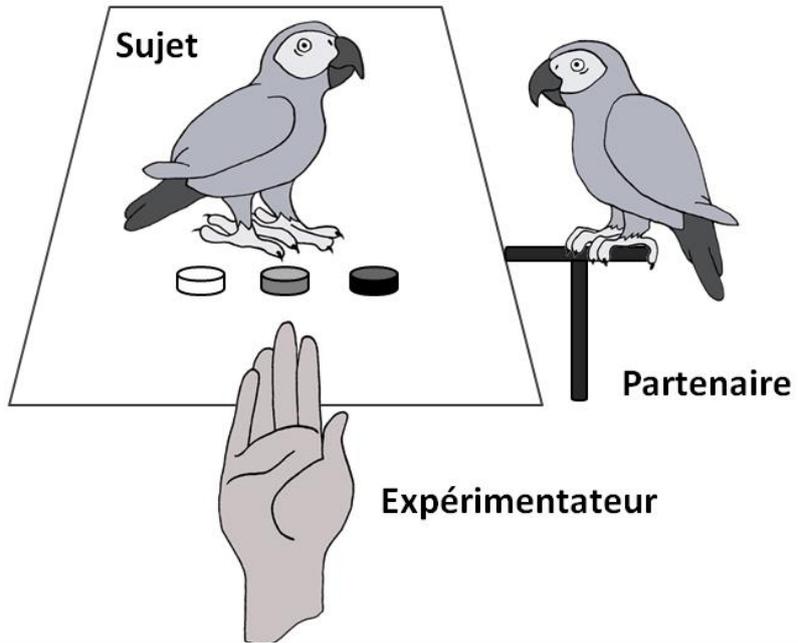
Dans le chapitre 2, je présente une étude comprenant trois expériences distinctes et visant à évaluer l'existence de prosocialité chez les psittacidés ainsi que les paramètres permettant de maintenir ce comportement par l'intermédiaire d'une tâche artificielle impliquant un échange de bouchons de différentes valeurs entre individus (appelé « TCP » ; Tâche de Choix Prosocial).

Huit individus de quatre espèces différentes de psittacidés sont testés dans cette étude : un couple d'aras à gorge bleue *Ara glaucogularis*, un mâle ara rouge (*Ara macao*), deux frères Conures Soleil (*Aratinga solstitialis*) et trois perroquets gris du Gabon (*Psittacus erithacus*). Ces différentes espèces sont testées dans la première expérience mais seuls les perroquets gris du Gabon (2 mâles et une femelle) participent aux expériences 2 et 3 de l'étude.

La tâche utilisée au cours des trois expériences est la même à quelques détails près (voir Figure 1 et Figure 2). Dans l'expérience 1, trois objets de formes identiques mais de couleurs différentes sont placés devant l'oiseau testé. L'animal doit alors choisir l'un de ces trois objets et le déposer dans la main de l'expérimentateur (dans le cas des gris du Gabon qui étaient habitués à l'Homme) ou le toucher du bout du bec (pour les autres espèces de psittacidés). Selon la valeur de l'objet choisi, l'animal testé et son partenaire présent recevait (ou non) une récompense alimentaire. Le lieu de présence du partenaire à côté du sujet variait selon les espèces testées : soit le partenaire se trouvait sur un perchoir adjacent (pour les perroquets gris) ou à côté du sujet dans la même cage (pour les autres psittacidés). Les trois valeurs attribuées aux objets étaient les suivantes : « pas de récompense », où aucun des deux oiseaux ne recevait de nourriture, « pour donneur » où seul l'oiseau testé qui effectuait le choix était récompensé, soit le « pour tous » qui récompensait à la fois le donneur et son partenaire au même moment. On est bel est bien ici dans le cas d'une action prosociale si le dernier objet est choisi, dans la mesure où l'oiseau testé peut choisir de récompenser son partenaire, et donc améliorer son bien-être sans que cela représente un coût supplémentaire pour le donneur.

Les oiseaux ont été testés en dyades avec 3 séries de 3 objets différents afin de s'assurer qu'ils ne développaient pas une préférence arbitraire pour un objet, ce qui aurait biaisé les tests. Chaque oiseau a reçu 30 sessions de 10 essais avec un partenaire donné. Un essai correspondait à un choix parmi les 3 objets proposés. Seules les 10 dernières sessions de 10 essais ont été conservées pour analyse par oiseau. Chaque session durait entre 15 et 30 minutes selon la motivation des oiseaux.

a)



b)

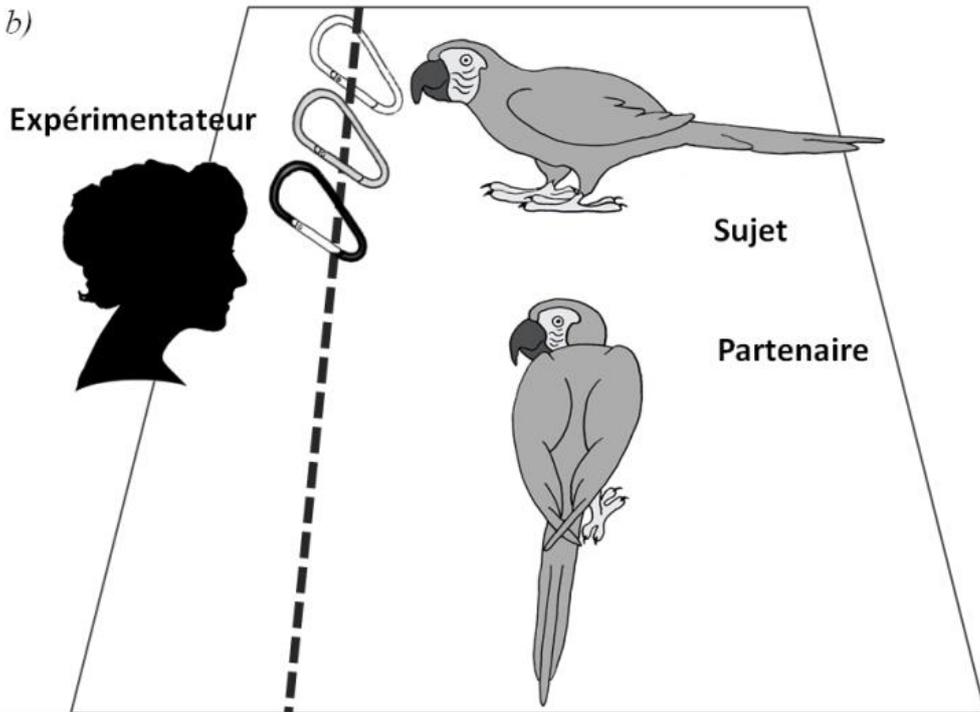


Figure 1 (a) Dispositif expérimental avec les perroquets gris du Gabon (b) dispositif expérimental avec les autres psittacidés. Le sujet doit choisir l'un des trois objets qui lui sont présentés, et selon la valeur de l'objet choisi, l'expérimentateur délivre les récompenses alimentaires correspondantes.

L'expérience 1 visait à prouver l'existence de la prosocialité par l'intermédiaire d'une tâche artificielle d'échange d'objets avec un expérimentateur humain chez plusieurs espèces de psittacidés alors que l'expérience 2, étudiait si la prosocialité est maintenue lorsque l'on fait apparaître un déséquilibre dans la valeur des récompenses alimentaires reçues par le sujet et son partenaire. En effet dans cette expérience, la moitié des tests étaient réalisés avec les mêmes récompenses que l'expérience 1. Puis l'autre moitié des tests était réalisée en condition « inéquitable » où le partenaire reçoit une meilleure récompense alimentaire que le sujet lorsque celui-ci choisit le bouchon « pour tous » qui les récompense tous les deux. Enfin la troisième et dernière expérience étudiait les comportements des oiseaux à cette tâche d'échange d'objets dans un contexte de coopération (Figure). Le sujet choisissait toujours l'un des 3 objets, il devait le donner à son partenaire qui devait alors, à son tour, le confier à l'expérimentateur pour que les oiseaux soient récompensés en fonction de la valeur du bouchon choisi par le sujet. Sans la réalisation en coopération de ces deux actions complémentaires aucun des deux oiseaux ne pouvait être récompensé. L'hypothèse était que le sujet avait tout intérêt à choisir davantage l'option récompensant les deux oiseaux pour inciter son partenaire à coopérer.

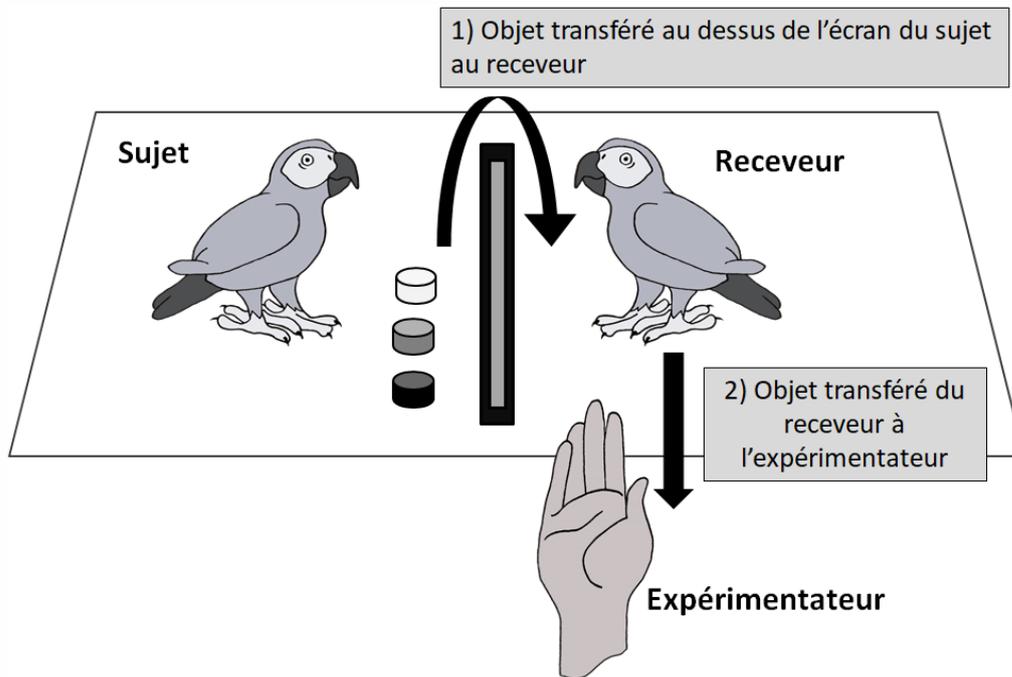


Figure 2: Procédure et dispositif expérimental de l'expérience 3. Le sujet choisit l'un des trois objets qui lui sont présentés, il le donne au partenaire receveur qui se trouve de l'autre côté d'un écran en carton, et ce dernier doit déposer l'objet reçu dans la main de l'expérimentateur humain pour obtenir une récompense.

Ces expériences ont révélés plusieurs résultats :

- 1) Dans la 1^{ère} expérience, les trois perroquets gris du Gabon, tout comme les autres perroquets comprenaient rapidement les valeurs des objets et arrêtaient de choisir l'objet qui ne les récompensait pas. Tous choisissaient donc plus les bouchons qui donnent une récompense seulement au sujet ou aux deux partenaires plutôt que le bouchon qui ne donne aucune récompense, mais leur choix variait ensuite selon les séries de tests. Cependant, lorsque tous les résultats des oiseaux étaient analysés ensemble, on n'observait pas de choix préférentiel pour l'objet qui ne récompense que le sujet ou celui qui récompense seulement les deux sujets. On observait un effet de la série d'objets utilisée (série 1, 2 ou 3) pour les autres psittacidés (mais pas chez les gris du Gabon). Ainsi, dans la série 1, les oiseaux choisissaient autant le bouchon « pour donneur » que « pour tous » mais arrêtaient de choisir le « pas de récompense ». Dans la série 2, ils sélectionnaient davantage le « pour donneur » que les autres options et dans la dernière série, les oiseaux

choisissent plus l'objet « pour tous », que l'objet « pour donneur » et « pas de récompense ». Il semblerait donc qu'à la fin des 3 séries d'objets, les oiseaux avaient tendance à choisir préférentiellement l'option prosociale (six oiseaux sur les huit testés).

2) Chez les gris du Gabon, quand les résultats des trois oiseaux étaient regroupés, on n'observait pas de différences de stratégie entre la condition équitable et la condition inéquitable. Cependant on observait une interaction entre la condition et l'objet choisi. Ainsi il y aurait plus de « pour tous » choisis en condition inégale plutôt qu'en condition où les deux animaux étaient récompensés de la même façon. En regardant les stratégies individuelles de chaque oiseau, on observait que les oiseaux faisaient les mêmes choix que lors de la fin de l'expérience précédente (avec la dernière série d'objets). Les deux mâles choisissaient surtout du « pour tous », alors que la femelle choisissait préférentiellement l'objet « pour donneur ». Globalement, il semblerait que le fait de recevoir une récompense moins attractive que le partenaire n'ait pas été suffisant pour empêcher le sujet de participer à l'expérience, contrairement à ce qui avait pu être observé chez certains primates comme les singes capucins, qui en condition inéquitable arrêtaient de participer.

3) Comme observé dans les deux expériences précédentes, le sujet a été capable d'abandonner très rapidement l'objet qui ne le récompensait pas. En revanche Léo, le mâle gris du Gabon testé comme sujet n'a pas choisi préférentiellement l'objet « pour donneur » de celui « pour tous », alternant les choix prosociaux et égoïstes. Cependant, Shango, le receveur a clairement montré des signes de compréhension de la valeur des bouchons. Il a davantage émis de cris de frustration et a plus quitté le dispositif expérimental lorsqu'il recevait le bouchon « pour donneur » qui ne le récompensait pas,

que lorsqu'il recevait le bouchon « pour tous » qui lui aurait fourni une récompense. En conséquence, Shango refusait de coopérer et a jeté davantage le bouchon en dehors du dispositif quand il s'agissait de l'objet « pour donneur » plutôt que lorsqu'il s'agissait du bouchon « pour tous ». Le receveur a également réduit son nombre de transferts du bouchon « pour donneur » à l'expérimentateur au cours du temps, ce qui suggère qu'il refusait de coopérer avec un bouchon qui ne le récompensait pas.

Les résultats obtenus au cours de ces 3 expériences nous ont permis d'observer l'apparition de comportements prosociaux chez plusieurs individus de différentes espèces de psittacidés. Cependant, même si dans la 1^{ère} expérience, les animaux choisissaient plus l'objet « pour tous » que les autres lors de la 3^e série d'objets, il semblerait que les oiseaux aient été assez « figés » dans leurs choix de stratégie. De plus, dans l'expérience où l'on introduit l'inéquité, les oiseaux ne réagissaient pas en voyant leurs partenaires obtenir une meilleure récompense qu'eux. Ils semblaient conserver les stratégies qu'ils avaient adoptées lors de la dernière série de l'expérience 1 : la femelle choisissait surtout l'objet « pour donneur » et les mâles choisissaient plus l'objet « pour tous ». Dans la 3^e expérience, le donneur ne prenait pas en compte les manifestations de frustration du receveur, qui de ce fait coopérait moins bien et le privait de récompenses qu'il aurait pu obtenir en fournissant aussi une récompense à son partenaire. De ce fait, leur prise en compte de l'autre reste incertaine. Plus de données, et surtout une réplication sur un plus grand nombre d'individus sont nécessaires pour dessiner une tendance globale sur la prosocialité de ces animaux dans une tâche artificielle en laboratoire.

Chapitre 3 : Réaction comportementale à l'écoute de cris de détresse de congénères

Ce troisième chapitre a pour but d'étudier les réactions comportementales de perruches calopsittes à différents stimuli audio, afin de tester l'existence ou non de contagion

émotionnelle, qui correspond au niveau le plus simple d'empathie, la capacité de prendre en compte les états émotionnels des autres. Chaque oiseau est alors confronté à plusieurs types de signaux acoustiques de diverses valeurs émotionnelles : le sujet est confronté à un cri de partenaire, avec lequel il partage un lien privilégié d'affinité, un non-partenaire, qui est un autre oiseau avec lequel il est familier mais sans affinité particulière et un bruit blanc artificiel qui sert de contrôle. Les partenaires ont pour particularité de partager un haut score d'index d'affiliation. Afin de créer ces dyades selon la force du lien entre les oiseaux, des données comportementales sont collectées comme le temps passé à proximité, le nombre de toilettages mutuels, ou encore de sollicitations au toilettage échangés entre oiseaux.

Dix perruches calopsittes (*Nymphicus hollandicus*) âgées entre 1 et 2 ans (6 femelles et 4 mâles) ont été testées au cours de cette expérience.

Chaque oiseau a été placé dans une cage individuelle et isolé dans un caisson acoustique pendant 20 minutes (voir Figure 3). Chaque sujet a été testé pendant 3 jours (étalés sur 10 jours, avec des jours sans test entre chaque jour de test pour diminuer le stress des animaux lié aux manipulations) et a ainsi entendu de manière aléatoire, le cri de détresse d'un partenaire, le cri de détresse d'un non-partenaire et un bruit artificiel généré par ordinateur. Chaque stimulation était constituée d'une phase de silence précédant la diffusion, puis de 3 répétitions de 30 secondes de chaque diffusion acoustique, et de silence suivant chaque diffusion. Ainsi, j'ai pu évaluer les réactions comportementales des oiseaux avant, pendant et après les diffusions audio. Chaque expérience était enregistrée sous forme de vidéo par l'intermédiaire d'une webcam, et les cris poussés par les oiseaux étaient également enregistrés à l'aide d'un micro.

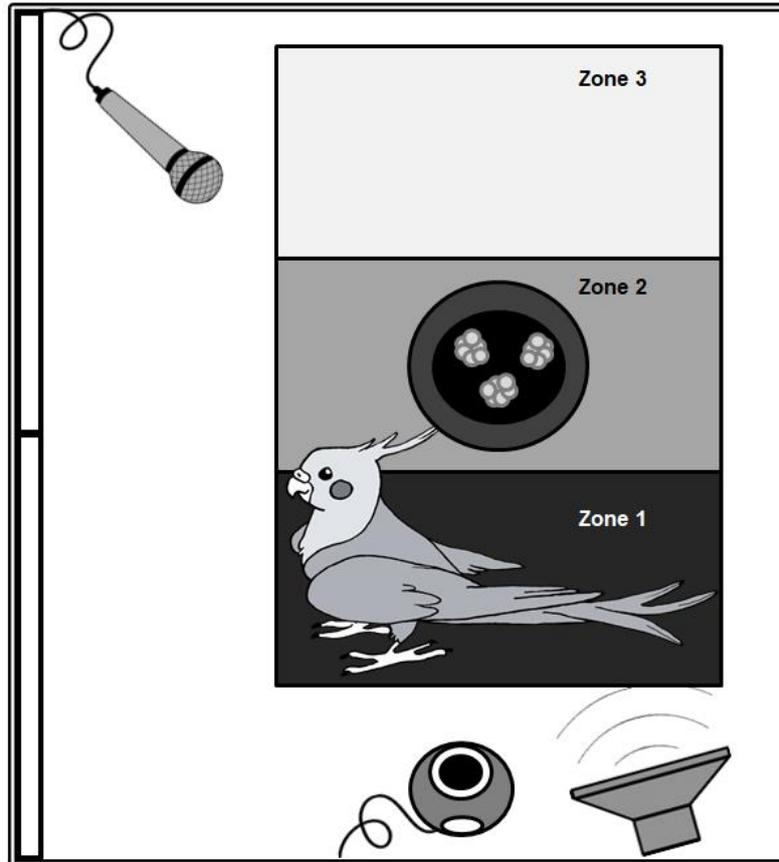


Figure 3 : Schéma du dispositif expérimental (vue de haut). L'oiseau testé est placé dans un caisson acoustique, dans une cage, qui comporte au sol du papier kraft. La cage est divisée en trois zones par l'intermédiaire de lignes tracées sur le sol de la cage : la zone 1 la plus proche du haut-parleur, la zone 2, au milieu, avec en son centre une gamelle remplie de 10 grammes de millet et la zone 3 la plus éloignée de la source du bruit. Une webcam enregistre les comportements du sujet et un microphone enregistre ses cris.

Quatre comportements ont été analysés pour quantifier les réactions émotionnelles des animaux : l'activité du sujet, à savoir le nombre de changements de zones effectué en marchant sur le sol de la cage, le temps passé en zone 1 (la plus proche du haut-parleur), le nombre de cris émis par le sujet et le temps passé avec les plumes de la crête en érection sur le front (en position crête 1) (voir Figure 4).

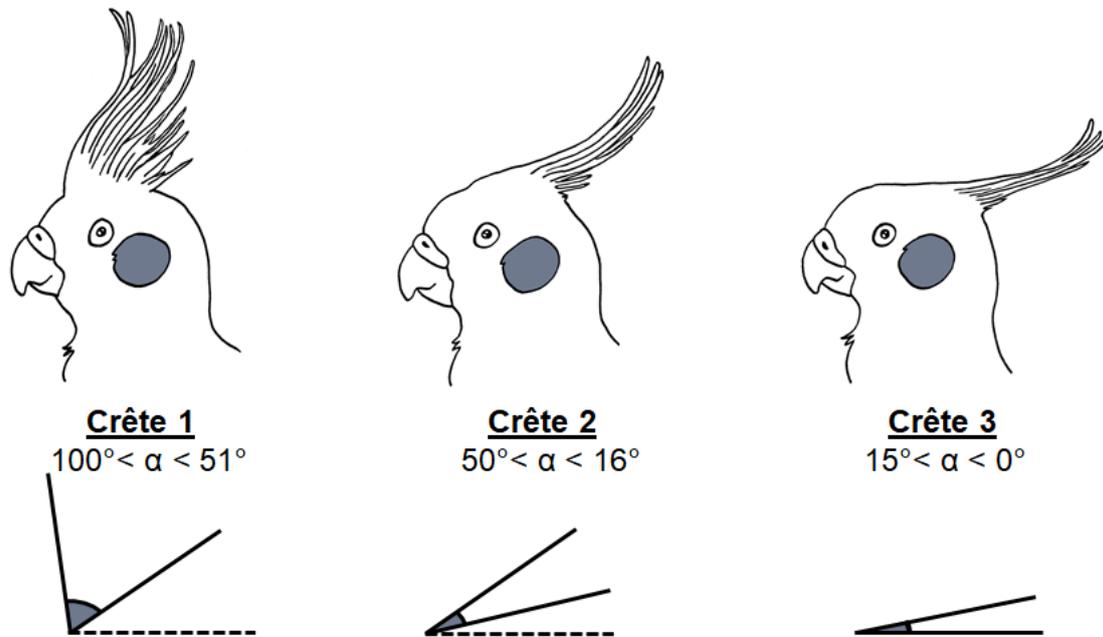


Figure 4 : Différentes positions de crête observées chez les calopsittes pendant l'expérience. La position crête 1, avec les plumes hérissées sur le front correspond à un haut niveau d'attention et/ou de stress. Les angles formés par les plumes de la crête par rapport à la tête de l'oiseau sont indiqués sur la figure pour chaque position.

Pendant les diffusions audio, les oiseaux sont plus actifs quand ils entendent le cri d'un partenaire que lorsqu'ils entendent le cri d'un non-partenaire ou le bruit blanc. Ils émettent aussi plus de cris pendant les diffusions de cris de détresse (à la fois de partenaires et de non-partenaires) que lors de la diffusion du bruit blanc. Les oiseaux évitent davantage la zone près du haut-parleur lors de la diffusion de cris de partenaires que lors de la diffusion de cris de non-partenaires. Et ils évitent généralement plus la zone lorsque ce sont des cris qui sont diffusés plutôt que le bruit blanc, qui ne provoque pas de réaction de fuite aussi marquée. Enfin, les oiseaux passent plus de temps avec les plumes de la crête érigées (position 1 de crête) lorsqu'ils entendent les cris d'un partenaire plutôt que les cris d'un non-partenaire. En revanche, ils passent autant de temps en crête 1 lorsqu'ils entendent un cri de non-partenaire et le bruit blanc.

Ces résultats révèlent l'importance du lien d'affinité entre les oiseaux et leur impact sur les réactions comportementales des oiseaux à un stimulus stressant. Non seulement les oiseaux différencient les cris de détresse, qui ont une valeur biologique et émotionnelle, du bruit blanc artificiel mais aussi, ils sont capables d'identifier les émetteurs des cris. Et, en conséquence, leur réaction est intensifiée en fonction de la force du lien qu'ils partagent avec l'émetteur de ces cris. Ces résultats marquent une avancée importante dans la mesure où des expériences précédentes utilisant des protocoles similaires chez les cochons et les chiens domestiques avaient échoué à déceler ces différences selon le lien d'affinité ou de familiarité entre l'émetteur et le receveur du signal acoustique. En effet, les animaux ne réagissaient pas différemment à l'écoute du bruit blanc ou du cri de congénère dans le cas des cochons, et les chiens ne réagissaient pas différemment que le cri soit émis par un individu familier ou inconnu, bien qu'ils réagissaient plus fort aux cris que lorsque confrontés au bruit blanc.

Chapitre 4 : Exploration de nouveaux objets en présence de partenaires chez les choucas

Dans ce quatrième et dernier chapitre, j'ai testé la réaction de choucas lorsque exposés à six situations incluant l'exploration d'objets jamais rencontrés. Comme les choucas sont des oiseaux néophobiques et qu'ils craignent la nouveauté, ces situations représentent une certaine source de stress. Ainsi en créant cette situation inquiétante, on induit une augmentation du stress et un changement émotionnel chez les sujets. Je voulais voir en quoi la présence d'un partenaire préférentiel (le partenaire sexuel), ou d'un oiseau familier de sexe opposé allait influencer les capacités d'exploration des oiseaux testés. L'hypothèse principale étant que les oiseaux testés avec leur partenaire sexuel seraient plus explorateurs et auraient moins peur de s'approcher de la source de danger (les nouveaux objets) que lorsqu'ils sont testés avec un non-partenaire ou seuls.

Au cours de cette expérience, deux groupes de 10 choucas (*Corvus monedula*) (5 couples) ont été testés, soit 20 oiseaux au total. Pour chacune des trois conditions (seul, avec partenaire, avec partenaire) l'oiseau testé était exposé à un objet différent. Par exemple pour la catégorie peluche, l'animal a vu trois peluches différentes, et ce, afin qu'aucun effet d'habituation ne puisse apparaître.

Le dispositif expérimental était assez simple : une branche était installée pour inciter les oiseaux à venir explorer la gamelle et son contenu et était accrochée sur le mur grillagé de la volière, tandis qu'au sol, deux cercles tracés à la craie délimitaient les zones d'approche. Un grand cercle de 60 cm de diamètre, permettait notamment de voir la distance d'approche des oiseaux (Figure 5). Les oiseaux étaient testés seuls ou par deux, selon les conditions de test, et chaque test commençait lorsque la gamelle et l'objet étaient introduits dans l'enclos. Les oiseaux étaient présentés soit à une gamelle remplie de nourriture rare et appétante à laquelle ils n'avaient pas accès en temps normal (condition contrôle) soit à une gamelle remplie de cette même nourriture mais à laquelle était également associé un nouvel objet d'une catégorie plus ou moins effrayante. Cinq objets différents étaient testés : une petite peluche, un jouet de bain en plastique, un jouet mobile imitant le déplacement d'un insecte (marque HEXBUG), une figurine de petite taille en plastique souple et l'impression sur carton de deux yeux d'un prédateur potentiel (les yeux apparaissaient en blanc sur fond noir). Chaque test durait 20 minutes et était enregistré par l'intermédiaire d'une caméra. Plusieurs comportements d'intérêt étaient quantifiés comme le temps de latence avant d'atteindre le grand cercle, avant d'aller manger ou de toucher l'objet, le nombre d'occurrences où les deux oiseaux étaient vus à proximité l'un de l'autre (deux oiseaux sont définis comme étant en proximité quand ils peuvent se toucher sans avoir à se déplacer) ou encore le nombre de comportements agonistiques (menaces, coups de becs) entre les oiseaux testés.



Figure 5: Dispositif expérimental. Ici les oiseaux sont testés par deux et avec les yeux, comme objet. On peut voir dans la gamelle de nourriture. Au sol, on voit tracé à la craie, le grand cercle de 60 cm de diamètre qui sert d'indice pour mesurer les comportements d'approche des oiseaux.

Les analyses des différentes vidéos nous donnèrent plusieurs informations :

On a pu observer une interaction entre la condition et la situation (selon qu'elle était effrayante ou non). Il est apparu que le jouet de foot et la condition contrôle n'étaient pas perçues comme effrayantes pour les oiseaux, qui s'approchaient facilement, contrairement aux autres objets qui représentaient pour eux une menace, et que l'on a donc classés comme « situation effrayante ». Les partenaires passaient plus de temps à côté l'un de l'autre dans le cas d'une situation effrayante, alors que l'inverse était observé entre non partenaires, qui eux, passaient plus de temps à proximité en cas de situation non effrayante. De plus, on a pu observer significativement plus de comportements agressifs entre non-partenaires qu'entre partenaires de couple.

Ensuite, il a été observé que les mâles avaient plus de probabilité d'enlever l'objet de la gamelle que les femelles. Et que les oiseaux les plus explorateurs avaient également cette

tendance. Concernant les latences, les oiseaux les moins explorateurs (les plus craintifs, donc) étaient plus rapides à atteindre le grand cercle lorsqu'ils étaient testés avec leurs partenaires sexuels, que lorsqu'ils étaient testés avec leurs non-partenaires ou tout seuls. Les mâles étaient là aussi plus rapides que les femelles. Pour ce qui est de la latence avant de manger, les femelles étaient plus lentes à manger quand testées seules qu'avec leur partenaire ou avec un autre oiseau. Pour la latence à toucher l'objet, là encore, les femelles étaient plus lentes que les mâles.

Cette expérience a pu montrer des différences marquées de stratégies d'exploration face à la nouveauté entre les sexes chez les choucas, ce qui est probablement dû aux différents rôles que les oiseaux adoptent lors de la période de reproduction. Les femelles restent le plus souvent au nid et les mâles partent explorer et ramener de la nourriture. Par ailleurs, et de manière assez intéressante, dans une situation effrayante, les partenaires sexuels passent plus de temps à proximité l'un de l'autre, ce qui pourrait suggérer qu'ils se « rassurent » en passant du temps ensemble. D'autres études avaient montré que chez les grands corbeaux, lors d'une dispute, on pouvait observer des comportements de consolation : un individu s'approche du perdant d'un combat et le toilette ou le touche, potentiellement pour diminuer sa détresse. On peut suggérer une démarche similaire dans ce cas précis. Par ailleurs les femelles mangent plus vite quand elles sont en présence de leurs partenaires, ce qui pourrait suggérer que la présence du partenaire donne confiance au sujet et lui permet d'explorer plus rapidement un environnement nouveau et effrayant. Ces résultats permettent de mettre en lumière l'importance du couple et de sa potentielle connexion émotionnelle entre partenaires chez cette espèce d'oiseau.

Conclusion

Ces différentes expériences ont permis de mettre en avant l'importance cruciale du lien social, qu'il soit lié à l'apparement, à la reproduction ou à l'affinité, dans l'établissement et le maintien de comportement prosociaux et d'empathie chez les psittacidés et les corvidés. Cette thèse permet de développer quelques nouveaux outils méthodologiques pour évaluer les états émotionnels des oiseaux et souligne l'importance d'étudier et de quantifier de manière objective les émotions et les réactions comportementales des animaux, afin d'évaluer des phénomènes complexes et difficiles à tester expérimentalement tels que l'empathie.