

LES CLASSIQUES DE L'ÉTHOLOGIE

L'univers du goéland argenté (*Larus argentatus*)

La reconnaissance de l'œuf et les soins de la couvaison

Un aperçu des travaux de G.P. BAERENDS et R.H. DRENT¹

par

J.CI. RUWET

ABSTRACT : An overview of a classic of ethology : the work of the Baerends and Drent's Groningen research group on the Herring Gull's Universe, particularly on the egg recognition.

Successively, TINBERGEN and his Leiden research group between 1935 and 1949, and Baerends and Drent's Groningen research group for twelve breeding seasons between 1951 and 1974 have focused on the Herring Gull as an ideal species allowing to test experimentally in the field the validity of traditional concepts of the lorenzian ethology, e.g. the IRM concept. BAERENDS and DRENT improved the experimental principles initiated by TINBERGEN and developed very precise ways to identify the cues really used by birds to recognize their eggs. Therefore, they submitted the birds to test choice procedures with pairs of artificial egg models or dummies ; they analyzed how the birds treat and use the informations to which they have access through their sense organs. Strict test procedures, critical analysis of results, efforts of modelization in order to clarify what is in work in that blind box bird pin points this research as a classic and a mile stone in the developement of ethology as a science. The reviewer hopes that this evocation will incite some readers to go back to the original papers, in order to understand how a science goes on.

¹ BAERENDS G.P. and DRENT R.H. (Eds), 1970. The Herring Gull and its egg. Part I. *Behaviour* supplement 17 : Functional and causal aspects of incubation behaviour, 312 pages, XVI plates. BAERENDS G.P. and DRENT R.H. (Eds.), 1982. The Herring Gull and its egg. Part II : The responsiveness to egg-features. *Behaviour*, 82 (1-4) : XII + 416 pages, XVII plates. Brill Academic Publishers, Postbus 9000, NL-2300 PA, Leiden.

Avant-propos

Le Goéland argenté est un de ces oiseaux qui ont largement contribué au développement de l'éthologie. Abondant dans les plaines côtières d'Europe occidentale, notamment en bordure de la Mer du Nord, il niche en colonies populeuses. Au sein de ces dernières, chaque couple défend un territoire d'une centaine de mètres carrés au plus, dont le centre est occupé par un nid grossier où sont pondus normalement trois œufs. Mâle et femelle, qui ne présentent pas de dimorphisme sexuel, participent à parts égales aux soins et à l'incubation des œufs. Assidus, tenaces, fidèles au site de la couvée, les goélands se prêtent bien à des observations rapprochées et à des manipulations sur un grand nombre d'oiseaux ; ces dernières peuvent aussi être répétées en série, sans dommage, sur un même couple. Tinbergen² avait montré qu'il était possible de transposer sur le terrain les principes d'une approche expérimentale pour identifier clairement les facteurs de l'environnement contrôlant un comportement donné. Les études menées avec le concours de ses élèves à Leiden l'avaient ainsi amené à préciser les conditions du déclenchement de la demande alimentaire chez les poussins néonates du goéland argenté. Un autre problème s'offrant à la perspicacité des chercheurs était la question de savoir comment le goéland, mâle ou femelle, reconnaît comme sienne sa couvée. Cette question a été l'occasion, de la part de Tinbergen d'abord, de Baerends et Drent ensuite, de la conception de séries d'investigations et manipulations d'une grande rigueur méthodologique. Réalisées sur le terrain, année après année, elles ont permis, au-delà de la simple description, d'établir des relations de causes à effets, d'apporter des explications et de reformuler des concepts. L'ensemble des publications co-éditées par Baerends et Drent constituent à cet égard une avancée majeure en éthologie, méritant d'être citée en exemple. Il serait présomptueux de penser les résumer et d'en livrer toute la rigueur méthodologique et la finesse d'interprétation en deux douzaines de pages. Je souhaite que cette introduction à quelques aspects de cette œuvre monumentale constitue une ouverture vers ce qu'est la progression critique d'une démarche scientifique en éthologie, incitant des lecteurs curieux à chercher à en savoir davantage.

² TINBERGEN N. and PERDECK A.C. (1950). On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus a. argentatus* Pont.). *Behaviour* 3 : 1-39. TINBERGEN N., *The Herring Gull's World*, Collins, Londres, 1953, rev. 1963.

La reconnaissance de l'œuf : le problème et son contexte

Un objet peut être perçu d'une façon différente, et peut induire des réactions différentes, selon les situations et les circonstances, selon ce que l'animal est disposé à faire. Ainsi, un œuf de sa propre espèce, vu par un goéland dans le nid d'un voisin, est un objet comestible identifié par sa forme ovoïde et qu'il tentera de piller à la première occasion, le perçant et en absorbant le contenu. Dans son propre nid, c'est un objet dont la vue déclenche le comportement de couvaison, qui est entretenu par la perception tactile, sur la plaque d'incubation ventrale, de sa forme arrondie et de sa température.

Tinbergen et ses élèves s'étaient déjà attachés à partir de 1935 à déterminer les caractéristiques de l'œuf, perçues visuellement, par lesquelles l'oiseau nicheur l'identifie comme sien et qui le déterminent à lui accorder ses soins. L'œuf véritable, de couleur brun olive marqué, surtout au gros bout, de taches brun foncé, ou des leurres — représentations plus ou moins fidèles ou grossières de l'œuf sous différentes variations de taille, forme, couleurs, tachetures, contrastes, isolées ou combinées — sont placés sur le bord du nid. À son retour, et s'il l'identifie comme objet de couvaison, le parent tend le cou, pose le bec sur l'œuf (**fig. 1a**), le fait rouler dans la coupe du nid et se pose dessus, assujettissant par des tremblements le contact intime de la plaque incubatrice — trois zones dépourvues de plumes, une pour chaque œuf — et de la ponte (**fig. 1b**) ; c'est le célèbre « ramener l'œuf » ou « roulage de l'œuf » dont Lorenz et Tinbergen ont établi la nature duale sous la forme d'une composante fixe et d'une composante d'orientation.

Tinbergen (*ibidem*) a résumé en 1953 ses conclusions sur le pouvoir déclenchant de l'œuf de goéland qui découlent de ses nombreuses campagnes d'expérimentation de terrain s'étalant de 1935 à 1949 aux Pays-Bas. Parmi tous les stimuli physiques accessibles à ses organes, le goéland identifie effectivement son œuf, et le ramène dans le nid, en réponse à des stimuli perçus visuellement, portant sur la taille, la couleur, la tacheture ; dans des tests de choix, la plupart du temps, une grande taille, la couleur verte, une tacheture fine et très contrastée sont préférées, et les œufs qui en sont porteurs sont repris en premier. Combinées, ces caractéristiques préférées réalisent un leurre « supernormal » (**fig. 2a**) dont le pouvoir déclenchant est supérieur à celui d'un leurre mimant l'œuf réel. Ces conclusions confortent ainsi le concept de « sommation hétérogène des stimuli » selon lequel des stimuli qualitativement différents participent à un groupe (*pool*) de stimulation où ils se pondèrent quantitativement.

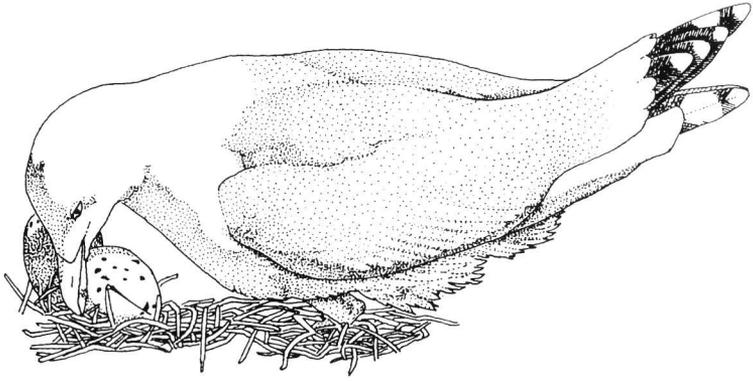


Fig. 1a. Lorsqu'un œuf — ou un leurre représentant un œuf — est placé sur le bord du nid, l'oiseau couveur, s'il l'a identifié comme son œuf, tend le cou, pose le bec sur l'objet et le ramène dans la cuvette du nid. D'après photo **b**, planche XIII, in Baerends et Drent, 1982.

Le concept lorenzien de « mécanisme inné de déclenchement » (MID³, considéré comme un mécanisme filtreur de tous les stimuli physiques accessibles à l'équipement sensoriel de l'animal), pose que celui-ci exprime sa réponse lorsqu'une combinaison appropriée — qualitativement et quantitativement — de ces stimuli active sa perception sensorielle sélective. Cela suppose que le mécanisme est installé et se perfectionne par un ajustement toujours plus parfait des caractéristiques déclenchantes de l'objet émetteur et de la perception sensorielle sélective de l'animal receveur ou réacteur. L'ajustement de plus en plus étroit de l'un à l'autre garantit l'adéquation de la réponse à la situation et donc, ici, le succès de la reconnaissance de l'œuf et de sa couvaie, gage du succès de la reproduction. Ce concept s'inscrit lui-même dans la distinction par von Uexküll du monde réel, du monde perçu, du monde de signes et du monde propre de l'animal (*Umgebung, Umwelt, Merkwelt, Innenwelt*). Des études déjà évoquées ont établi que l'ajustement émetteur-récepteur s'installe comme un résultat de l'organogenèse sans l'apport d'informations avant l'exécution ; il n'est donc pas le résultat d'un apprentissage, même si, ultérieurement à la première exécution correcte, des aspects plus subtils encore ou des modulations peuvent être le résultat d'apprentissages. Lorenz n'avait pas manqué d'insister sur la distinction à faire entre des combinaisons comportant quelques caractéristiques bien tranchées et hautement efficaces, agissant sur des mécanismes « innés » de déclenchement et fruits de l'évolution de l'espèce, et, en contraste, des combinaisons et des mécanismes plus sensibles à des caractéristiques plus nombreuses et moins tranchées pouvant s'installer et s'affiner par conditionnement (Mécanisme inné de déclenchement modifié par l'expérience MIDE).

Ces concepts sont susceptibles d'être soumis à l'épreuve de la vérification expérimentale, et le « ramener de l'œuf » du goéland s'est imposé comme un matériau justifié pour en tester la validité. En effet, dans les premières expé-

³ *Der angeborener Auslösemechanismus AAM, das angeborenes auslösendes Schema, the Innate releasing Mechanism IRM.*



Fig. 1b. Lorsque les œufs ou les leurres ont été ramenés dans la cuvette du nid, l'oiseau s'installe dessus pour les couvrir et s'efforce, par des mouvements du corps, d'assujettir le meilleur contact possible entre la plaque incubatrice et la ponte. Au cas où, comme ici, le volume de la ponte s'écarte trop d'une ponte normale, l'oiseau peut s'en trouver angoissé et essaye d'évacuer sa tension par des halètements ou par des activités alternatives, toilette par exemple. D'après photo **d**, planche XIII, *in* Baerends et Drent, 1982.

riences de Tinbergen déjà, il était apparu que le comportement d'un certain nombre de sujets ne se conforme pas à la règle. Ainsi, dans une minorité de cas, le choix effectué par ces sujets déjoue les prévisions : ce n'est pas l'œuf le plus gros ou le plus contrasté qui est préféré ; c'est parfois le plus petit, le plus neutre, le plus conforme au modèle réel. De plus, on constate de fortes variations individuelles dans le temps qui sépare le retour au nid de l'oiseau du moment où il effectue son choix et dans l'apparition plus ou moins fréquente d'activités interruptives ou alternatives : un oiseau indécis se détourne, regarde fixement le sol, effectue des mouvements de toilette (**fig. 2b**), saisit et triture des matériaux de construction... Enfin, un oiseau placé devant un choix difficile, entre deux leurres dont les valeurs déclenchantes respectives ne se démarquent pas nettement, ou un oiseau indécis, peuvent décider de leur choix, non en fonction de ces valeurs, mais en fonction d'une préférence pour la position de l'un des leurres sur le bord du nid. Ces préférences quant à la position peuvent finalement être surmontées si l'on accentue le contraste entre les deux leurres présentés. L'effet de la position est en tout état de cause un élément dont on doit tenir compte dans l'évaluation des valeurs déclenchantes des leurres comparés.

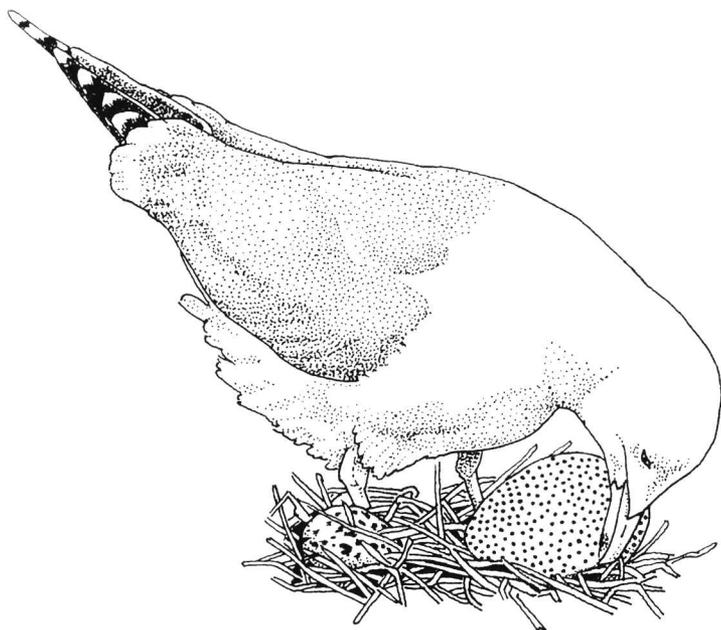


Fig. 2a. Lorsque deux leures différents par un ou plusieurs caractères sont présentés simultanément sur le bord du nid et qu'un choix véritable est ainsi offert à l'oiseau couveur, le leurre qu'il reprend en premier — ici, un œuf supranormal de grande taille et finement tacheté — est supposé exprimer sa préférence pour des caractéristiques dont ce leurre est porteur, à moins qu'il ne s'agisse d'une préférence pour la position. D'après photo c, planche XIV, *in* Baerends et Drent, 1982.

Du fait de ces choix minoritaires, des différences individuelles, de la nature et de la fréquence des activités interruptives, de la détermination ou, au contraire, de l'indécision des acteurs, il se révélait utile de reprendre ces tests en les inscrivant dans une plus grande rigueur expérimentale en n'écartant de l'analyse aucun des choix, fussent-ils minoritaires, en répertoriant toutes les activités alternatives et interruptives, en s'efforçant enfin de cerner au mieux la précision sensorielle des oiseaux. Baerends, qui avait participé au programme de Tinbergen à partir de 1937, résolu, après le départ de ce dernier à Oxford en 1949, de reprendre et d'approfondir le sujet, avec ses propres collaborateurs et élèves, après l'installation de son laboratoire à Groningen. De 1951 à 1972, il a consacré douze saisons de reproduction à la conduite d'innombrables tests dans les colonies de goélands. Faut-il rappeler que chaque couple de goélands dispose d'un territoire de 25 à 100 m² ; qu'il possède une ponte normale de trois œufs ; que les deux parents, entre lesquels il n'existe aucun dimorphisme, participent à la couvaison ; qu'ils sont peu farouches et supportent les dérangements répétés qu'impose l'expérimentateur pour disposer les leures des choix successifs ; qu'ils tolèrent la présence à proximité du site de couvaison d'une hutte où se tient l'observateur qui enregistre les réponses des oiseaux ?

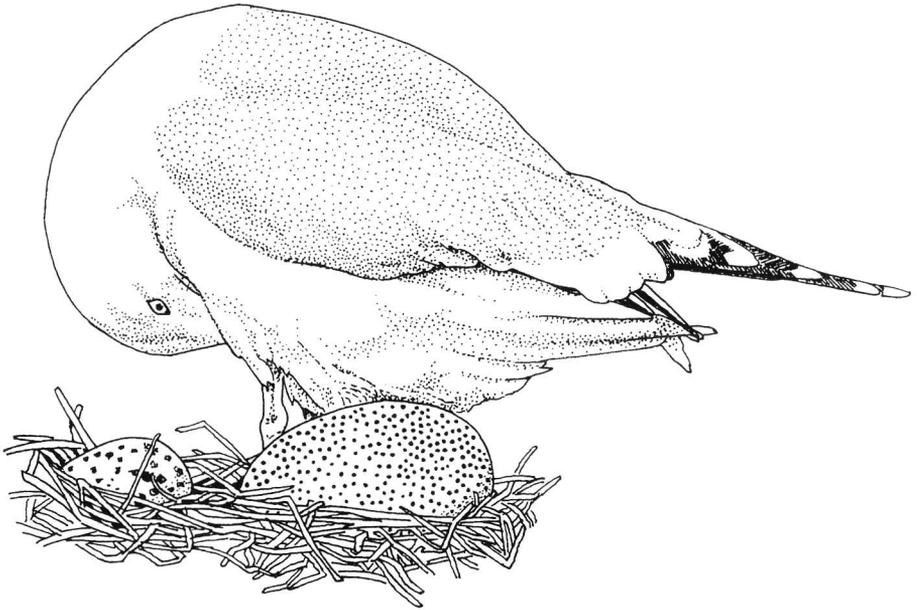


Fig. 2b. Dans un test de choix entre deux leurres de taille différente, la plupart des oiseaux préfèrent celui qui est le plus grand. Dans un certain nombre de cas, des oiseaux émotifs et indécis peuvent exprimer un choix minoritaire en s'intéressant à l'œuf le plus petit, ou marquer leur hésitation par l'exécution d'activités alternatives telles que mouvements de toilettage ou de construction. L'enregistrement de celles-ci, et notamment du quotient activités de construction-activités de toilettage, donne une idée du degré de leur détermination ou de leur indécision. D'après photo a planche XIV, *in* Baerends et Drent, 1982.

L'objet : les caractéristiques visuelles de l'œuf et leurs variations

Les caractéristiques visuelles de l'œuf suspectées de jouer un rôle dans sa reconnaissance et dans le déclenchement de son retrait par l'oiseau couveur sont : la taille, le rapport longueur-largeur, la forme, la couleur, la tacheture, le contraste. Avant de fabriquer des leurres isolant différentes valeurs de ces caractéristiques, il convient de décrire l'œuf réel, les conditions de sa formation et de ses variations. Puisque l'enquête s'inscrit dans la mise à l'épreuve du concept de MID, il convient de déterminer si ces caractéristiques sont soumises à de fortes contraintes génétiques, ou si elles s'offrent à une large marge de variation phénotypique en fonction des circonstances de développement. L'œuf reçoit des réserves nutritives comme résultat de la vitellogenèse ; il est enveloppé de membranes et d'une coquille calcaire ; celle-ci est recouverte de pigments qui lui donnent sa teinte de fond et sa tacheture. Ces événements se succèdent au cours du développement dans l'ovaire et lors de la descente dans

l'oviducte. La vitesse de la descente, les mouvements et les tours de l'œuf sur lui-même au cours de celle-ci, le diamètre du conduit génital, la quantité de matériau disponible (vitellus, calcaire, pigment) sont susceptibles d'influer sur la taille, la forme, la couleur, la tacheture de chaque œuf.

Idéalement, il faudrait pouvoir vérifier l'influence de l'abondance et de la nature de l'alimentation, de suivre la production d'une même pondeuse au cours de sa vie par une étroite surveillance longitudinale, et plus idéalement encore de réaliser des élevages sélectifs comme cela a été fait chez les gallinacés domestiques. Plus prosaïquement, il suffit de comparer la stabilité comme la variabilité des caractères à tester à l'intérieur de chaque ponte comme entre les différentes pontes dues à un échantillon représentatif de la population. Une première constatation est que la variation à l'intérieur d'une ponte est moindre que la variation entre les pontes de différentes femelles, ce qui supporte l'opinion d'un contrôle génétique de ces caractéristiques et minimise les variations circonstanciées. Une seconde constatation est que dans un certain nombre de cas se présentent des pontes anormales quant au nombre (quatre), à la taille, à la forme, à la tacheture des œufs ; ces œufs peuvent être plus ronds, plus longs, plus petits, maculés ou finement striés ; ces anomalies peuvent être répétées au sein d'une ponte d'un œuf à l'autre et d'une ponte à l'autre chez une même femelle ; souvent aussi, dans une même ponte, c'est le 3^e œuf qui se montre le plus différent, en liaison sans doute avec l'épuisement des matériaux⁴. Du point de vue de la stabilité des caractères comme de l'apparition occasionnelle de déviants, il est donc justifié de tester les réactions de l'oiseau devant des leurres présentant différentes variations de ces caractéristiques.

Méthode

L'oiseau accepte facilement, en lieu et place de ses œufs, des œufs de remplacement en bois, qu'il ramène dans le nid et sur lesquels il s'installe pour couvrir. Dès lors, on peut fabriquer une large gamme de leurres où l'on fait varier, séparément ou simultanément, les caractéristiques de taille, forme, tacheture, contraste, etc. Les **figures 3, 5, 8 et 12** présentent plusieurs séries de ces leurres.

⁴ La réalité de cette différence du troisième œuf — 10 % plus petit en moyenne, pigmentation et tacheture moins intenses —, et la valeur adaptative du phénomène ont été passés en revue et analysés par : KILPI M. & BYHOLM P. (1995) : The odd colour of the last laid egg in Herring Gull *Larus argentatus* clutches : does it reflect egg quality ? *Ornis fennica* **72** : 85-88.

KILPI M., HILLSTRÖM L. & LINDSTRÖM K. (1996) : Egg-size variation and reproductive success in the Herring Gull *Larus argentatus* : adaptive or constrained size of the last egg ? *Ibis* **138** : 212-217.

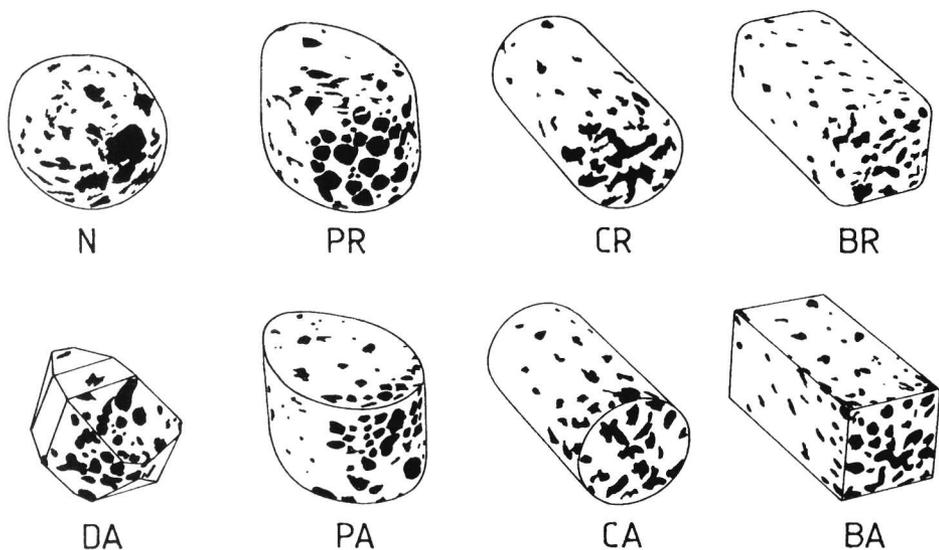


fig. 3. Série de leurres de différentes formes et présentant soit des arêtes courbes, arrondies (R), soit des arêtes nettes, aiguës (A) : de gauche à droite et haut en bas : série arrondie (R) : N = œuf normal ; prisme à PR ; cylindre CR ; bloc parallélépipède BR ; série aiguë, nette (A) : taille en diamant DA ; prisme PA ; cylindre CA ; bloc BA. D'après Planche 6 *in* Baerends et Drent, 1982.

Pour tester la valeur déclenchante des leurres, on a éprouvé différentes situations expérimentales.

- Dans une première approche, on remplace le nid et la ponte de l'oiseau par deux nids placés côte à côté, et garnis chacun d'une ponte différent l'une de l'autre par les caractères à tester. L'oiseau a le choix entre deux situations et sa décision est évidente, mais la conclusion ne l'est pas car la situation — deux nids — est assez perturbante et l'on peut toujours se demander si l'oiseau a préféré telle ponte ou plutôt tel site, tel nid...
- Dans une deuxième approche, on présente en succession, au même endroit sur le bord du nid, des leurres de caractéristiques différentes. L'oiseau n'est pas devant un choix ; le retrait, au terme d'une plus ou moins longue période d'hésitation, exprime bien l'assimilation du leurre à son œuf. En comparant le temps de latence au cours des tests successifs, on mesure bien la valeur déclenchante de chaque leurre, mais un retrait donné peut être influencé par le retrait précédent et l'expérience en cours peut influencer celle à venir ; l'oiseau a l'occasion de se conditionner successivement à des caractéristiques particulières...

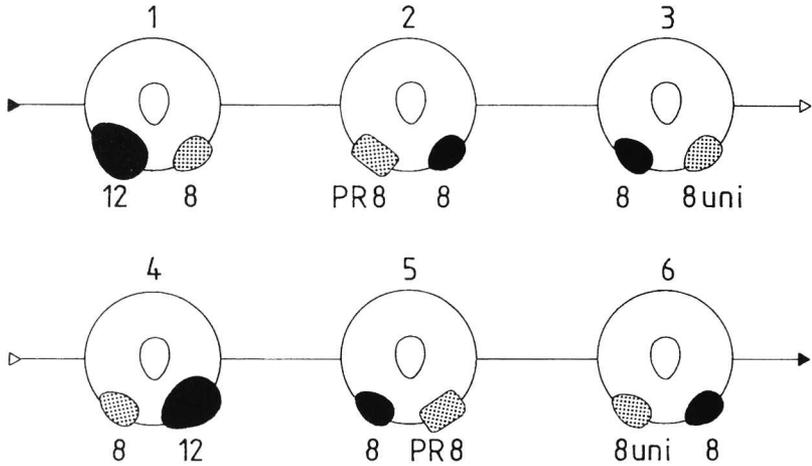


fig. 4. Protocole idéal de présentation de paires de leurres. Le grand cercle représente le nid ; un leurre représentant l'œuf normal est présent dans la coupe du nid ; trois paires de leurres différents pour un caractère sont présentées sur le bord du nid ; dans les tests 1 et 4 : un œuf de taille normale (code 8) contre un œuf de taille augmentée de 1,5 dans toutes les dimensions (code 12) ; dans les tests 2 et 5, un œuf de taille normale (8) contre un œuf de même taille mais ayant la forme d'un prisme à arêtes arrondies (PR8) ; dans les tests 3 et 6, un œuf de taille normale contre un œuf identique mais uni, non tacheté. Dans chaque cas, l'œuf repris en premier est représenté en noir, celui repris en second est représenté en pointillé. La série 4, 5, 6 constitue le contre-test de la série 1, 2, 3 quant à la préférence éventuelle pour l'effet de position. Chaque contre-test est un test portant sur un caractère donné et séparé de la première présentation de celui-ci par des tests portant sur un autre caractère. D'après fig. 6a de Baerends, p. 38 *in* Baerends et Drent, 1982.

— Dans une troisième approche, on offre à l'oiseau un choix véritable en lui présentant simultanément deux leurres sur le bord du nid. Le leurre retiré en premier exprime la préférence (**fig. 4**). Toutefois, si on mesure bien ici la force déclenchante relative des deux leurres présentés simultanément, on ne peut exclure que l'oiseau effectue tel choix, non en fonction de la valeur déclenchante de tel leurre, mais en fonction de sa position sur le bord du nid. Il s'agit donc de contrôler un test donné par la présentation d'un contre-test où l'on a inversé la position des deux leurres. Et puisque, au cours de la première décision, l'oiseau peut s'être conditionné, en reprenant tel leurre en fonction de sa position, à le reprendre ensuite pour ses caractéristiques propres, il convient de séparer le test et le contre-test relatifs à la position par d'autres essais portant sur d'autres paramètres physiques de l'œuf. Il faut éviter des choix successifs d'un même ordre ; il faut éviter de conditionner l'oiseau à un effet de position en lui présentant toujours le leurre le plus attractif au même endroit ; il faut éviter qu'un test ne fournisse à l'oiseau une information

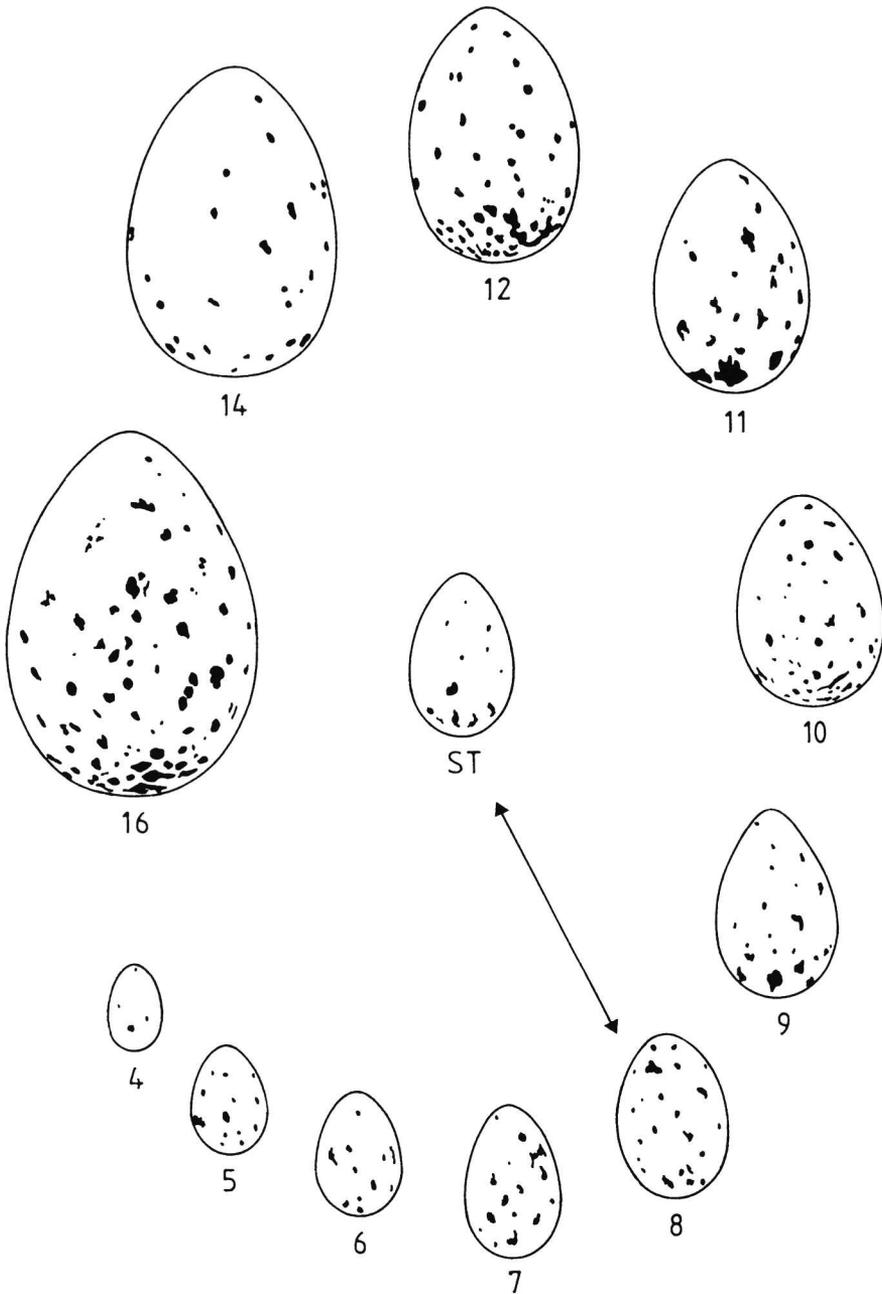


fig. 5. Série de leurres dont la taille, par rapport au modèle standard (ST) de 8 huitièmes (code 8), varie de 4 huitièmes (code 4) à 16 huitièmes (code 16), soit de la moitié au double. D'après la planche V, *in* Baerends et Drent, 1982.

a. VOLUME

| | 16 | 14 | 12 | 11 | 10 | 9 | 8 | 7 | 6 | 5 | 4 |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|
| 16 | | 1,5 | 2,6 | 3,3 | 4,3 | 6,0 | 9,0 | 12,9 | 20,0 | 30,0 | 60,0 |
| 14 | 300 | | 1,7 | 2,2 | 2,9 | 4,0 | 6,0 | 8,6 | 18,3 | 20,0 | 40,0 |
| 12 | 550 | 250 | | 1,3 | 1,7 | 2,3 | 3,5 | 5,0 | 7,8 | 11,7 | 23,3 |
| 11 | 630 | 330 | 80 | | 1,3 | 1,8 | 2,7 | 3,9 | 6,0 | 9,0 | 18,0 |
| 10 | 690 | 390 | 140 | 60 | | 1,4 | 2,1 | 3,0 | 4,7 | 7,0 | 14,0 |
| 9 | 750 | 450 | 200 | 120 | 60 | | 1,5 | 2,1 | 3,3 | 5,0 | 10,0 |
| 8 | 800 | 500 | 250 | 170 | 110 | 50 | | 1,4 | 2,2 | 3,3 | 6,7 |
| 7 | 830 | 530 | 280 | 200 | 140 | 80 | 30 | | 1,6 | 2,3 | 4,7 |
| 6 | 855 | 555 | 305 | 225 | 165 | 105 | 55 | 25 | | 1,5 | 3,0 |
| 5 | 870 | 570 | 320 | 240 | 180 | 120 | 70 | 40 | 15 | | 2,0 |
| 4 | 885 | 585 | 335 | 255 | 195 | 135 | 85 | 55 | 30 | 15 | |

rappports

différences

b. PROJECTION MAXIMALE

| | 16 | 14 | 12 | 11 | 10 | 9 | 8 | 7 | 6 | 5 | 4 |
|----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 16 | | 1,4 | 1,9 | 2,4 | 2,7 | 4,0 | 4,7 | 6,2 | 7,6 | 10,0 | 16,1 |
| 14 | 362 | | 1,4 | 1,8 | 2,0 | 2,9 | 3,4 | 4,5 | 5,6 | 7,3 | 11,7 |
| 12 | 637 | 275 | | 1,3 | 1,4 | 2,1 | 2,5 | 3,2 | 4,0 | 5,2 | 8,4 |
| 11 | 786 | 424 | 149 | | 1,1 | 1,7 | 1,9 | 2,5 | 3,1 | 4,1 | 6,6 |
| 10 | 845 | 483 | 208 | 59 | | 1,5 | 1,7 | 2,3 | 2,8 | 3,7 | 5,9 |
| 9 | 1004 | 642 | 367 | 218 | 159 | | 1,2 | 1,5 | 1,9 | 2,5 | 4,0 |
| 8 | 1053 | 691 | 416 | 267 | 208 | 49 | | 1,3 | 1,6 | 2,1 | 3,4 |
| 7 | 1120 | 758 | 483 | 334 | 275 | 116 | 67 | | 1,2 | 1,6 | 2,6 |
| 6 | 1162 | 800 | 525 | 376 | 317 | 158 | 109 | 42 | | 1,3 | 2,1 |
| 5 | 1203 | 841 | 566 | 417 | 358 | 199 | 150 | 83 | 41 | | 1,6 |
| 4 | 1254 | 892 | 617 | 468 | 409 | 250 | 201 | 134 | 92 | 51 | |

rappports

différences

fig. 6. Tableaux comparant, pour toutes les combinaisons possibles de paires de leurres de la série précédente (**fig. 5**), les valeurs des rapports et des différences des volumes et des projections maximales (surface). D'après fig. 7a et 7b, de Baerends, Blockzijl et Drent, p. 49 in Baerends et Drent, 1982.

utilisable dans le test suivant ; les présentations successives doivent être les plus étrangères l'une à l'autre. Le protocole doit être conçu de façon à se contrôler à tout moment quant au caractère et quant à la position en espaçant les tests et les contre-tests de position et en espaçant les tests de même ordre ; chaque test doit être un choix inattendu. On peut s'efforcer d'imaginer le meilleur rendement avec le minimum de présentations, mais il faut y intégrer la possibilité de la relève du couveur par son partenaire ; l'observateur en poste dans la hutte doit décider à chaque fois, en fonction du test qui vient d'avoir lieu avec un des membres du couple, du test qui, le suivant immédiatement, sera le plus adapté pour l'un et l'autre membre de ce couple.

Résultats

La taille

On dispose de leurres s'inscrivant dans une gamme de variations allant de la moitié au double du leurre de taille normale (standard) de 8 huitièmes (code 8), soit une gamme de 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14 et 16 huitièmes (**fig. 5**). A côté d'une série où la taille est modifiée dans toutes ses dimensions — longueur (L) et largeur (l)— on dispose de deux variantes où l'on a modifié la largeur en gardant la longueur constante, et vice-versa (**fig. 8**).

En général, l'oiseau préfère l'œuf le plus gros. Mais il y a aussi un certain nombre de cas montrant une préférence de l'oiseau pour la position de l'œuf, à sa gauche ou à sa droite sur le bord du nid. On peut essayer de briser celle-ci en augmentant l'écart de taille entre les leurres testés jusqu'à ce que le choix de position change. L'oiseau analyse donc d'une manière quantitative, globalisée, les caractéristiques relatives des leurres présentés et leur position.

La valeur quantitative de la position est utilisée pour identifier la nature de la caractéristique de taille qui est effectivement perçue ou utilisée. On peut en effet se demander si, lorsqu'il compare des tailles, l'oiseau se base sur la différence ou sur le rapport de taille des œufs « présentés » et s'il s'agit d'une appréciation des surfaces (projection maximale) ou des volumes. On a donc calculé pour toutes les paires possibles de leurres les quatre valeurs des rapports et des différences des projections maximales et des volumes ; celles-ci sont exprimées dans les **fig. 6a et b**.

Ainsi, la différence de volume entre le leurre (16) et le (4) est de 885 cm^3 ; entre le (6) et le (4), il est de 30 cm^3 ; le rapport des volumes est de 1,5 entre le (16) et le (14), de 2 entre le (5) et le (4), de 7,8 entre le (12) et le (6)... Pour les projections maximales, la différence, exprimée en mm, est de 1.254 entre le (16) et le (4), de 41 entre le (6) et le (5), tandis que les rapports sont de 2 entre le (14) et le (10), de 4 entre le (12) et le (6), de 10 entre le (16) et le (5)...

Il en résulte que chaque paire de leurres — ou chaque combinaison possible de deux leurres — est caractérisée par quatre valeurs : le rapport des projections maximales et le rapport des volumes ; la différence des projections maximales et la différence des volumes ; ces valeurs changent lorsqu'on change de paire de leurres, et elles ne changent pas nécessairement dans le même sens ! On peut donc trouver différentes paires de leurres susceptibles de briser un effet de position par leurs valeurs des rapports ou des différences des projections maximales ou des volumes. En comparant ces paires, leurs « valeurs » et les choix faits, on peut déterminer celui de ces critères que l'oiseau a effectivement perçu et utilisé quand enfin on parvient à briser un effet de position, alors qu'une seule des quatre valeurs a augmenté.

La **fig. 7** donne un exemple d'une série de tests utilisant cette technique.

L'oiseau manifeste une évidente préférence pour l'œuf se trouvant à sa droite et c'est seulement au 7^e test (le n° 1170) que l'effet de position est surmonté, toutes les valeurs ayant augmenté, sauf le rapport de volume, qui est de ce fait éliminé ; le test 1171 rétablit la préférence pour la position ; dans les trois tests suivants, et malgré de fortes augmentations de la valeur des différences des volumes et des projections maximales, il se révèle impossible de briser cet effet de position. Le test 1175 montre que celle-ci n'est effectivement brisée que par l'augmentation du rapport des projections maximales ; en effet, le rapport des volumes avait déjà été éliminé par le test 1170, et les valeurs des différences des projections maximales et celles des volumes sont ici en forte baisse. Le rapport des projections maximales est donc bien le facteur en cause décidant l'oiseau dans son choix.

C'est donc l'œuf le plus gros, perçu comme tel via les rapports des projections maximales (RPM), qui est préféré. Le coefficient de corrélation entre cette valeur et le choix de l'œuf le plus gros est significatif. Lorsque, du fait de l'effet de position, l'oiseau s'oriente préférentiellement vers le plus petit, c'est l'augmentation de cette valeur du RPM qui permet de briser cette préférence.

Si maintenant on compare des œufs de tailles différentes, mais dont les uns ont une forme normale, alors que les autres sont soit élargis, soit allongés (leurres de la série L-1 **fig. 8**), ce sont les plus gros qui sont préférés, mais surtout lorsqu'ils ont une forme normale. Le nombre de fois où le leurre le plus gros est choisi est supérieur si ce plus gros leurre a la forme « œuf ». Par contre, pour qu'un leurre de forme anormale soit préféré à un autre de forme normale, il faut qu'il soit beaucoup plus gros que ce n'est nécessaire pour le choix inverse.

24 Juin 1960

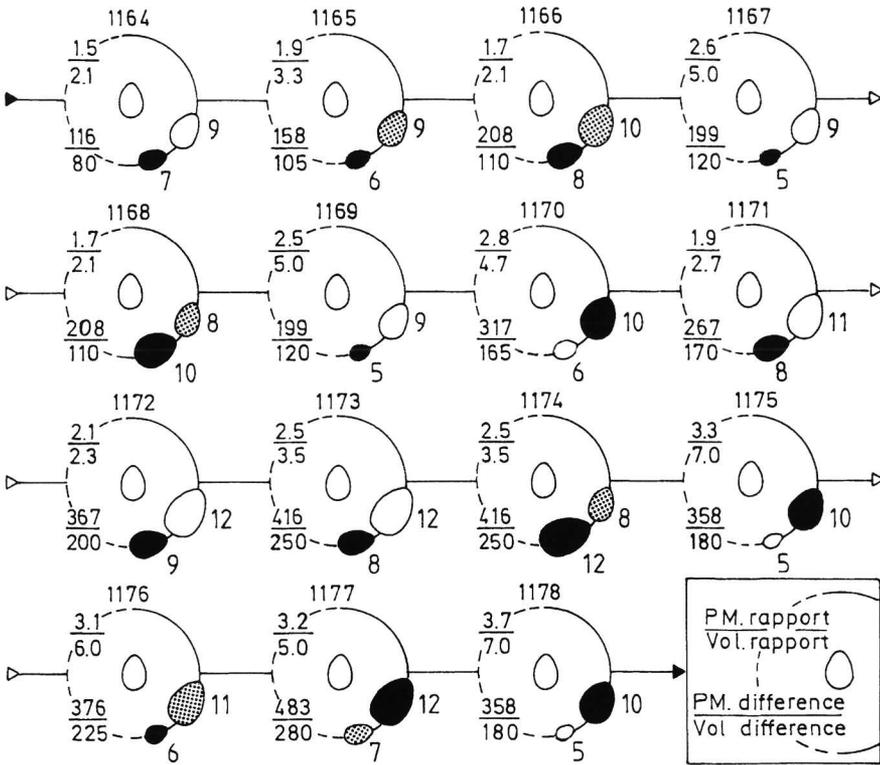


fig. 7. Série de tests pour identifier les critères effectivement perçus et utilisés par l'oiseau pour discriminer entre différentes combinaisons de deux leurres variant par la taille. Chaque combinaison présentée est caractérisée par quatre valeurs portant sur les rapports et les différences des projections maximales (surfaces) et des volumes. D'après fig. 8 de Baerends, Blokzijl et Drent, p. 51 in Baerends et Drent, 1982.

Choix minoritaires

Dans tous les tests de choix entre des combinaisons de leurres de tailles différentes, il y a une minorité d'oiseaux qui, indépendamment d'une préférence quant à la position, préfèrent le lure le plus petit de la paire présentée. Les oiseaux qui manifestent cette préférence sont des oiseaux assez vite effrayés, dont le retour au nid et la décision de ramener l'œuf sont longuement différés, qui ont une forte tendance à s'enfuir, qui se montrent fort hésitants, et qui exécutent de nombreuses activités annexes. On a donc recherché des corrélations entre ces choix minoritaires en faveur du lure le plus petit et la lenteur, la circonspection, la nature et la fréquence des activités interruptives et autres manifestations pouvant renseigner sur l'état émotionnel du sujet (fig. 9).

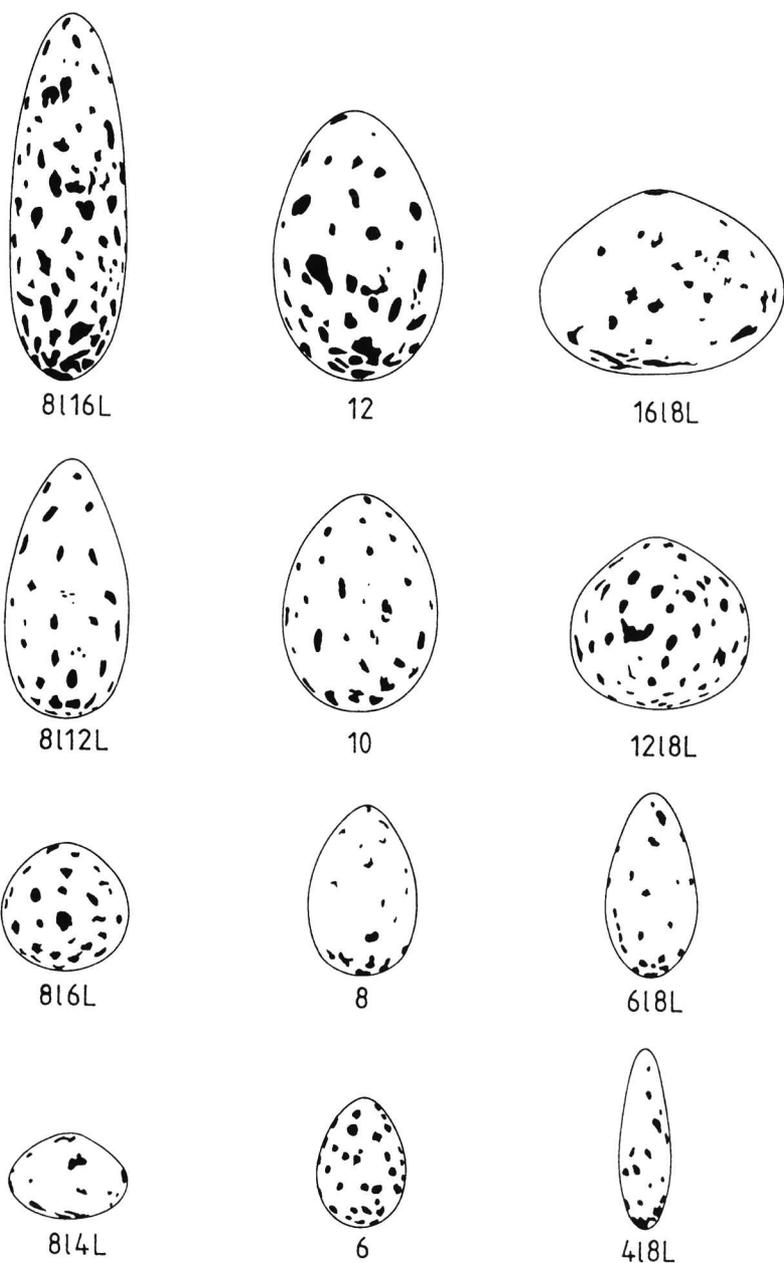


fig. 8. Série de leures où la taille et le rapport longueur-largeur varient de différentes façons. Première colonne : L variable, l constant ; deuxième colonne : L et l variables ; troisième colonne : L constante, l variable. D'après la planche VI *in* Baerends et Drent, 1982.

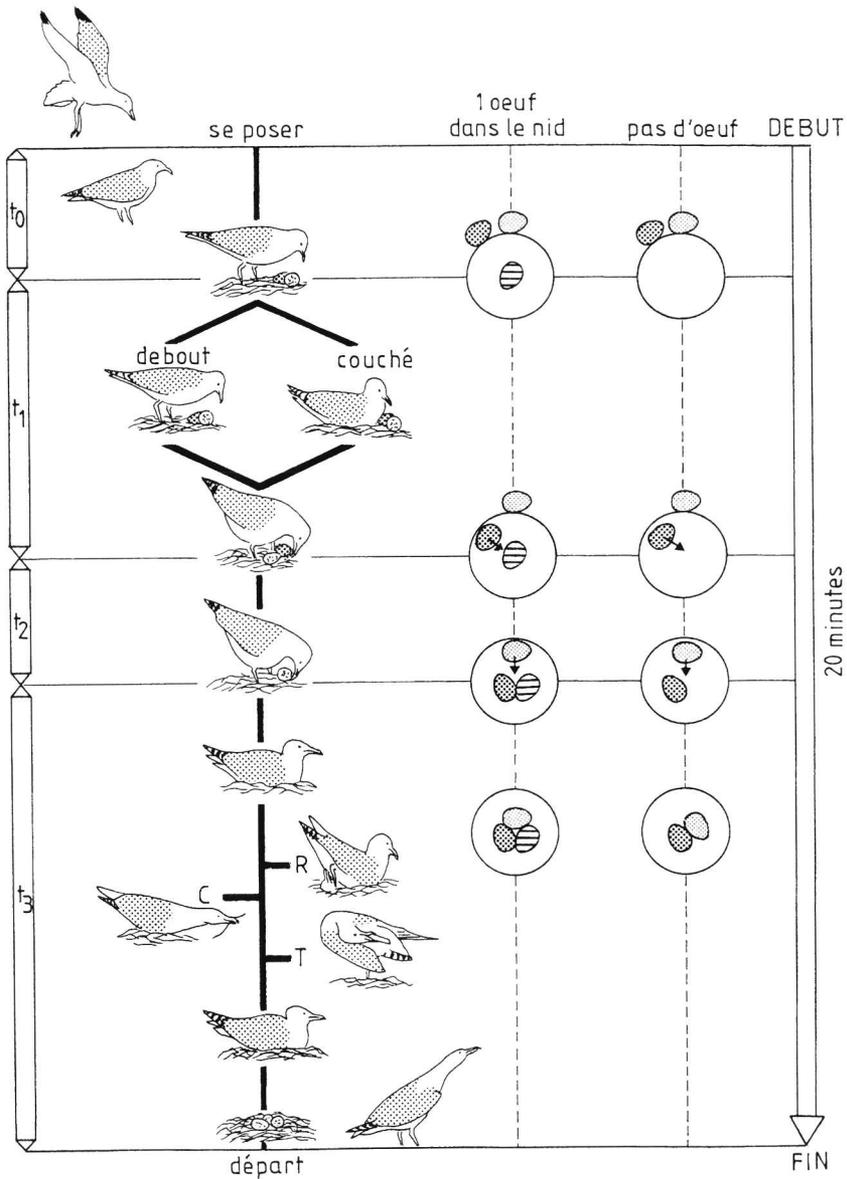


fig. 9. Procédure expérimentale et principaux comportements observés. Chaque session relative à un test donné couvre 20 minutes, entre le retour spontané et le départ provoqué de l'oiseau. Deux situations sont évoquées : il y a un œuf ou il n'y a pas d'œuf dans la coupe du nid au moment du retour de l'oiseau pour le test. Ceci est susceptible d'influencer la décision de l'oiseau de se poser d'abord sur cet œuf ou de s'intéresser directement à la paire de leurres déposés sur le bord du nid. On enregistre la durée des épisodes de retour au nid (t_0), de reprise du 1er œuf (t_1), avant de s'asseoir ou après s'être assis, de reprise du second œuf (t_2), la durée restante et la fréquence des activités alternatives (l'oiseau se réassujettit sur la ponte R, se toilette T, et manipule des matériaux de constructions C) avant le départ provoqué. D'après fig. 6b de Baerends, p. 39 in Baerends et Drent, 1982.

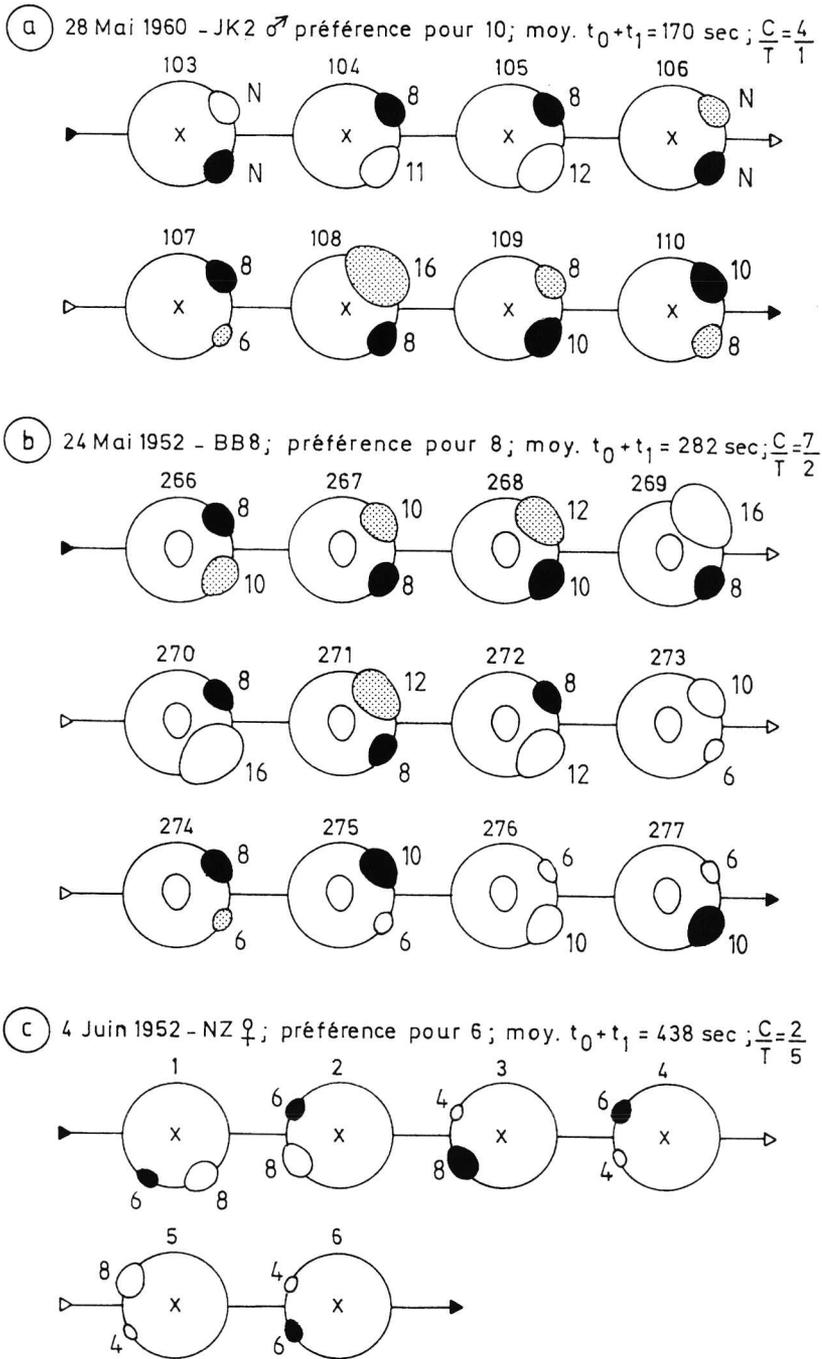


fig. 10. Série de tests portant sur des choix minoritaires et révélant des tailles optimales différentes pour déclencher le comportement de ramener de l'œuf, en fonction de l'état interne de l'oiseau. X signifie qu'il n'y a aucun œuf dans la coupe du nid. D'après fig. 13 de Baerends, Blokzijl et Drent, p. 82 *in* Baerends et Drent, 1982.

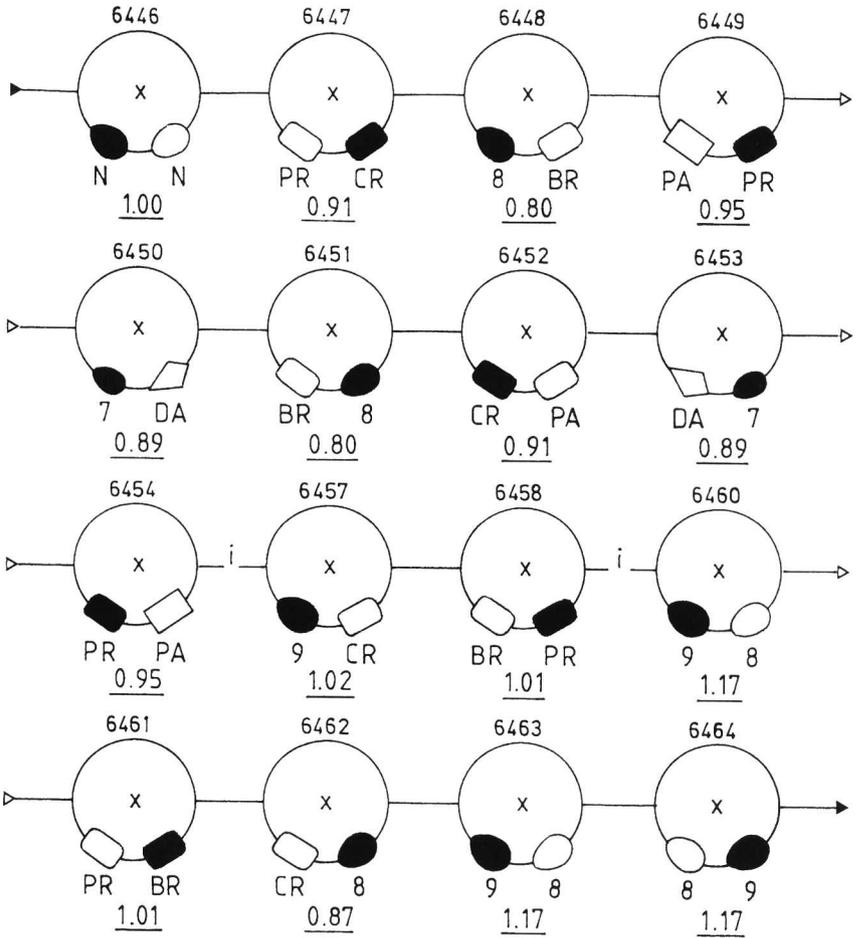
On savait déjà que les tentatives de l'oiseau pour réajuster sa position sur la ponte, pour réajuster les plaques incubatrices, peuvent être entretenues et intensifiées, jusqu'à provoquer un état de stress se traduisant par des halètements, lorsqu'on s'écarte de la taille normale de la couvée ou des œufs. La rétroaction que perçoit alors l'oiseau s'écarte trop de ce à quoi il est habitué, de ce à quoi il s'attend. Dans de telles situations et en fonction de leur tendance à fuir, les oiseaux vont exprimer une série de modifications de la proportion de ces activités interruptives : le toilettage (T) est un indice d'un oiseau plus enclin à quitter le nid ; la manipulation de matériaux de construction (C) est un indice d'une meilleure tendance à demeurer sur place chez un oiseau partiellement perturbé. Le quotient C/T, comme le délai entre le retour et la décision de retrait du leurre, sont donc de bons indicateurs de l'état de détermination ou au contraire d'hésitation ou d'effroi du sujet. On peut ainsi confronter ces mesures et indications au comportement de l'oiseau mis en présence de paires de leurres. La **fig. 10** reprend trois séries de ces tests.

Dans la première (a), l'oiseau confronté à des leurres de tailles égales et normales manifeste une préférence quant à la position (n° 103 et 106) ; toutefois, si l'on ajoute à cet effet de position un écart de taille significative, l'oiseau change sa préférence de position en choisissant l'œuf le plus petit (n° 104 et 105). Seul, un œuf de taille 10 contre 8 (taille standard) parvient à inverser l'effet de position, mais un écart plus grand effraie l'oiseau. Dans la deuxième série (b), un autre oiseau se révèle effrayé par un rapport 10 à 8 et préfère le 8 ; il est aussi effrayé par tous les autres écarts et choisit le leurre le plus petit, sauf le rapport 10 contre 6 où il choisit le 10. Dans la troisième série enfin (c), un oiseau encore plus émotif, comme en témoigne la forte latence avant la prise de décision et le faible quotient du rapport des activités de construction à celles de toilettage C/T, manifeste une préférence pour la taille 6.

On en déduit que si le caractère déclencheur augmente avec la taille, il en est de même pour l'effet perturbateur, comme le révèle l'évolution du quotient C/T. La réponse de l'oiseau est donc la résultante de deux influences contradictoires basées sur la tendance à reprendre l'œuf et à l'incuber, et sur la tendance à partir. La relation entre la taille et l'efficience passe par un optimum dont la valeur change selon l'évolution de l'état interne de l'oiseau. Une forte tendance à se sauver diminue la taille optimale et peut diminuer l'efficience d'un leurre de grande taille à un taux inférieur au plus petit de la série. Une tendance modérée à fuir peut diminuer l'efficacité du leurre à un niveau si proche de celui du plus petit que les valeurs se neutralisent, s'équilibrent, et que l'oiseau fait son choix en fonction de la position.

On peut généraliser en disant qu'un oiseau effrayé préfère le modèle qui se rapproche de ce qu'il connaît, ne fut-ce que pour l'avoir pondu, tandis qu'un oiseau déterminé présente une disposition ouverte à réagir positivement à un modèle de plus grande taille. Cette disposition est très adaptative. Il n'est pas intéressant pour l'oiseau de s'investir dans la couvaison de ces œufs de taille médiocre que l'on observe parfois dans des pontes

11 Juin 1956 - 705 ♀



1 Juin 1956 - 705 ♀

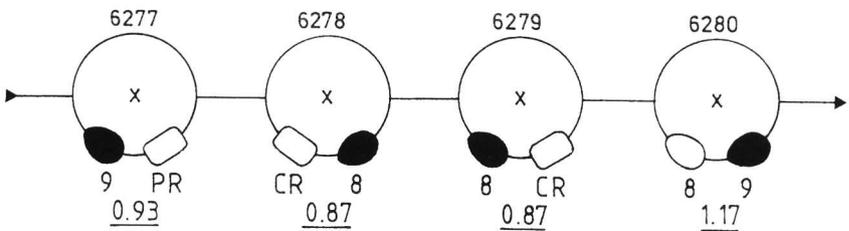


fig. 11. Série de tests pour la mise en compétition de la préférence pour la taille (exprimée par le rapport des surfaces ou projections maximales) et de la préférence pour la forme (en utilisant la forme normale « œuf » et ses dérivés de plus en plus éloignés : prisme, cylindre, bloc, à arêtes arrondies ou à arêtes nettes). D'après fig. 16 in Van der Molen et De Vos, in Baerends et Drent, p. 95, 1982.

anormales, car leurs embryons ont moins de chance de survivre ; il est dès lors intéressant de privilégier les œufs de bonne taille, d'autant plus que les organes de ponte fixent une limite à la taille des œufs pouvant être pondus.

La forme

La forme joue un rôle dans la reconnaissance de l'œuf (*cf.* les leurres de la série présentée **fig. 8**) mais ce rôle est moins important que celui de la taille. La série de tests de la **fig. 11** met à l'épreuve l'importance relative d'une préférence de forme et d'une préférence de taille. On constate ainsi que pour une même valeur du rapport des projections maximales (1.00 pour des œufs réels), la forme « œuf » est plus efficace que ce qui en dérive (leurres de la série présentée dans la **fig. 12**). Plus grande est la déviation (successivement : prisme, cylindre, bloc), plus basse est l'efficacité, et les leurres à arêtes arrondies sont plus efficaces que leurs homologues à arêtes aiguës. Une première conclusion est donc qu'il n'y a pas quant à la forme de forme plus efficace que la forme normale. **Il n'y a pas de phénomène de supra normalité quant à la forme.**

Si on met en compétition la taille et la forme, on constate que plus les tailles sont proches, plus la sensibilité à la forme augmente. Tandis que quand les formes sont en compétition, une augmentation de taille de 20 % fait basculer le choix en faveur du leurre le plus grand. **Autrement dit, en guise de seconde conclusion, quand les tailles sont identiques, les préférences s'expriment quant à la forme ; quand les formes sont identiques, les préférences s'expriment quant à la taille.**

La couleur

La ponte normale présente une teinte de fond variant du brun clair au brun olive. Différentes couleurs de fond ont été testées : brun, gris, jaune, rouge, vert. Le brun est plus efficace que toutes les nuances de gris et que le bleu. Le rouge, si important dans la *pecking response* du poussin quémandant sa nourriture, est la couleur la moins efficace ici. Le jaune est très efficace, mais le vert domine en efficacité toutes les autres couleurs et est préféré à la couleur normale du modèle standard. Le vert peut être qualifié de facteur super normal. Il arrive que l'on observe un choix minoritaire en faveur du brun plutôt que du vert ; il s'agit alors d'un oiseau dont on peut établir qu'il a une forte tendance à la fuite et une faible tendance à rester sur le nid à couvrir.

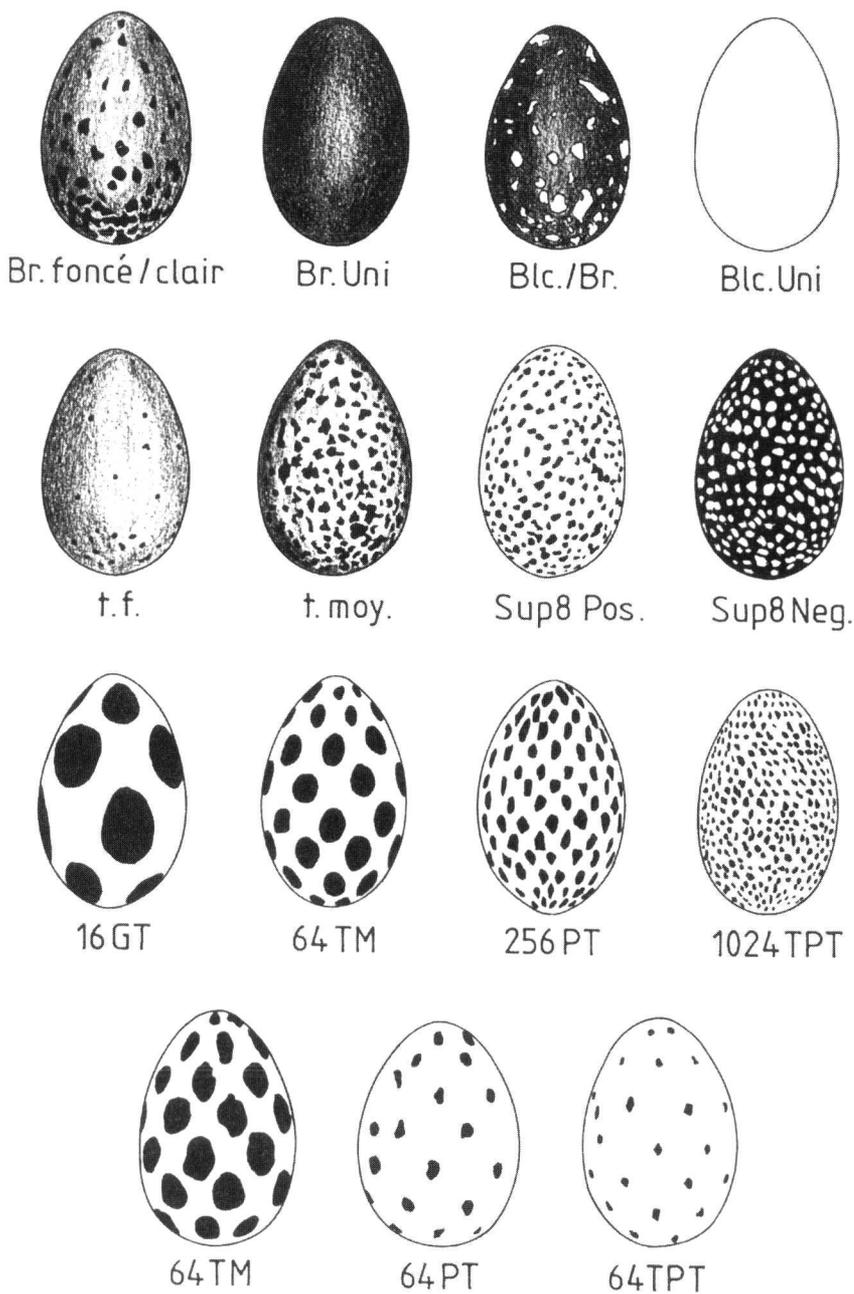


Fig. 12. Série de leures utilisés dans les tests sur la valeur déclenchante des différents patrons de taches (nombre, grandeur, quantité) et de contrastes (en positif ou en négatif). D'après la planche X, *in* Baerends et Drent, 1982.

La tacheture

On a fabriqué des séries de leurres de forme et de taille normales, mais où l'on met successivement en compétition (*cf.* séries présentées dans la **fig. 12**) :

- la présence ou l'absence de taches sur fond noir ou blanc ;
- pour une même intensité de tacheture (nombre et étendue des taches), différents contrastes de gris avec des tachetures en positif (foncé sur clair) ou en négatif (clair sur foncé) ;
- différents rapports de surface au nombre de taches pour une surface constante de tachetures, soit 16 grandes taches (16 GT), 64 taches moyennes (64 TM), 256 petites taches (256 PT), 1.024 très petites taches (1.024 TPT) ;
- enfin, une série portant un nombre constant de taches (64), mais de tailles variables : moyenne (TM), petite (PT), très petites (TPT).

La conclusion est qu'un leurre tacheté est plus efficace, et la tache-ture est plus efficace si elle est contrastée et en positif (foncé sur clair). Un nombre donné de petites taches est préféré au même nombre de grandes taches. Il existe des choix inverses, minoritaires, qui témoignent de l'état d'indécision et du niveau émotif de l'oiseau testé.

Enfin, il est possible de construire un leurre supranormal dont la tache-ture se révèle plus déclenchante que celle du modèle standard : c'est un leurre porteur d'un grand nombre de petites taches très contrastées en positif.

Sommation hétérogène des stimuli et phénomène de supra normalité

Les séries de tests de la **fig. 13** montrent bien comment l'animal perçoit et fonde sa décision de retrait sur la mise en compétition et la pondération quantitative de caractéristiques physiques différentes des leurres présentés : taille, forme, couleur, tacheture, contraste sont additionnés ; une diminution de l'une de ces valeurs peut être compensée par une autre ; une augmentation de l'une fait basculer les préférences ; enfin, il est possible de fabriquer des leurres dont l'efficacité de déclenchement est supérieure aux modèles normaux en combinant grande taille, forme œuf, tachetures fines et contrastées, couleur de fond verte.

Mais dans cette série aussi, on constate que des oiseaux qui se révèlent émotifs en ces circonstances effectuent des choix minoritaires contre les caractères de supra normalité pour préférer ce qui se rapproche de la combinaison présentée par l'œuf réel, ou même ce qui lui est inférieur.

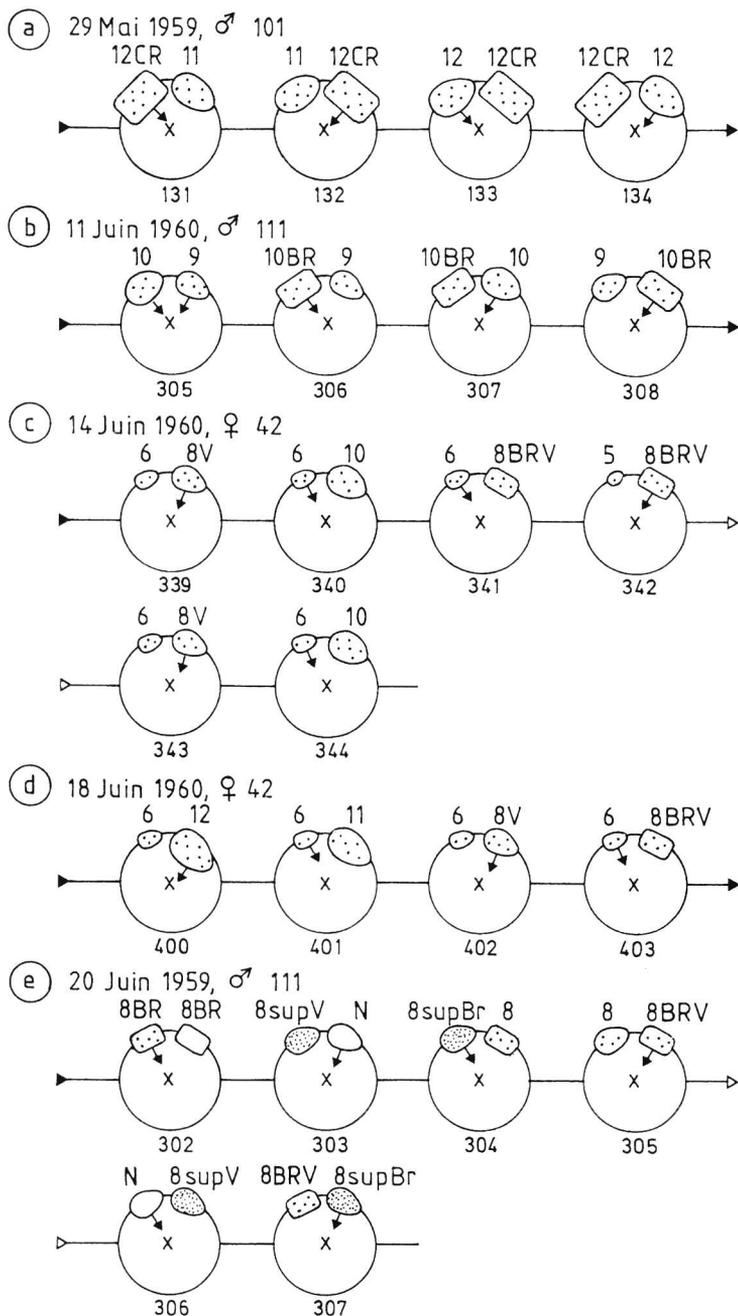


Fig. 13. Cinq séries de tests supportant la notion de sommation hétérogène des stimuli sous-tendant la prise de décision de ramener de l'œuf par l'oiseau couvreur. La flèche indique le leurre repris en premier. Br = brun ; V = vert ; B = bloque ; C = cylindre ; sup. = densité élevée de petites taches ; N = œuf réel ; 6 à 12 se rapportent aux tailles ; sauf indication contraire, le leurre est brun et tacheté. D'après fig. 71 de Baerends, *in* Baerends et Drent, p. 369, 1982.

Valeur adaptative des réactions et de leur diversité

L'animal révèle une tendance à réagir à des stimuli forts et tranchés (taille, contraste), mais cette tendance est modulée et contrebalancée par l'état émotionnel de l'oiseau. Cette double tendance est très adaptative.

Il est important que l'oiseau s'investisse dans la couvaison d'œufs ayant une chance de fournir des poussins viables (taille de l'œuf) et qu'il lui accorde ses soins, donc qu'il le reconnaisse à des caractères tranchés (taille, tacheture, contraste). L'évolution se fait dès lors dans le sens d'un perfectionnement de la sensibilité relative du receveur et de la netteté des signaux de l'objet émetteur. Toutefois, ne réagir qu'à des stimuli forts et tranchés peut être néfaste pour l'espèce ; il est des cas en effet où l'on a observé des mises à profit par des tiers de cette adéquation absolue du déclencheur et de la réponse. L'évolution entretient donc aussi une tendance opposée à la réactivité aux stimuli les plus forts, tendance antagoniste qui a pour effet de protéger l'animal contre les dangers possibles d'une trop étroite sujétion à la liaison stimulus réponse S-R. L'animal émotif ou facilement effrayé par une situation qui s'écarte de la normale, ou qui en est une exagération, se conforme davantage à ce qu'il connaît et à ce qui lui est familier.

Le comportement de l'animal est finalement le résultat du jeu de pressions contradictoires. La préférence pour une grande taille est une réaction contre la sensibilité à des œufs trop petits qui n'auraient guère de chances d'aboutir à un poussin viable ; il y a donc sélection contre des soins à des œufs trop petits et une tendance ouverte à préférer des œufs de grande taille ; le contrôle d'une taille excessive est exercé par la taille de l'oiseau pondeur lui-même.

Du point de vue de la tacheture et du contraste des œufs, il est important que la sensibilité visuelle de l'oiseau couveur soit stimulée efficacement par une tacheture immédiatement perceptible et contrastée ; il y a donc une sélection en défaveur des œufs peu tachetés et peu contrastés et une sélection en faveur de la supra normalité. Or, un œuf excessivement contrasté est perceptible aussi par les voisins et autres prédateurs pour qui cet objet est perçu comme comestible. **La prédation limite donc l'évolution de l'œuf vers la supra normalité et maintient son apparence dans les limites où elle est efficace tant pour déclencher la reconnaissance, le retrait et les soins, que pour assurer homochromie et mimétisme protecteurs.**

Le traitement de l'information

Il résulte enfin de l'ensemble que la notion de la mise en adéquation de la réponse à la situation par le biais d'un mécanisme rigide de filtration des stimuli doit être tempérée à la lueur de l'aptitude de l'animal à pondérer et à globaliser quantitativement les stimuli de diverses natures perçus, et à moduler sa réponse en fonction de son état interne. Plutôt que de chercher à isoler et à localiser un mécanisme inné de déclenchement (MID-IRM), les chercheurs s'intéressent plutôt à la façon dont l'animal va traiter son information. Les chercheurs conservent toutefois leur confiance au concept de mécanisme inné de déclenchement pour sa valeur heuristique, se référant à un système adaptatif en évolution, soumis à des pressions de sélection contradictoires assurant la meilleure adéquation possible de la réponse à une situation où jouent simultanément les nécessités, en particulier de la couvaison et de la prévention de la prédation.

Les réponses mêlées, alternatives ou interruptives : un accès à l'analyse et à la modélisation des mécanismes du comportement

Enfin, les déductions que les éthologistes tirent de ces manipulations des leurres présentés et des réponses exprimées par l'animal, les liens qu'ils établissent entre la stimulation et la réponse — liens modulés par l'état interne de l'animal —, leur permettent, par induction, de formuler des hypothèses sur le contrôle interne, sur les mécanismes sous-jacents du comportement, sur le contenu et le fonctionnement de cette boîte noire qu'est l'animal.

Ces deux derniers aspects — traitement de l'information et mécanismes du comportement — pour lesquels Baerends a effectivement conçu des modèles explicatifs, devront faire l'objet d'une chronique complémentaire. Car c'est ainsi que progresse la démarche scientifique en éthologie : observation des comportements, formulations d'hypothèses explicatives sur des cas précis, conception et mise en œuvre d'expériences pour tester la validité de ces hypothèses, tentatives d'explication globale du comportement de l'animal en construisant des modèles permettant de visualiser les interactions et les liens entre les causes et leurs effets, tout en sachant bien qu'il appartiendra aux physiologistes d'identifier les structures anatomiques et les mécanismes en jeu, et qu'il reviendra alors aux éthologistes d'adapter et de modifier leurs modèles pour qu'ils collent à la réalité. Et ainsi de suite.