

# TABLE DES MATIÈRES

<b>LISTE DES FIGURES et TABLEAUX</b>	<b>7</b>
<b>AVANT-PROPOS</b>	<b>9</b>
<b>LEXIQUE</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION</b>	<b>15</b>
<b>PREMIÈRE PARTIE</b>	<b>19</b>
<b>I. La coopération</b>	<b>19</b>
1. L'énigme de la coopération dans la nature	19
2. Coopération entre individus apparentés : la sélection de parentèle	20
2.1. « <i>Inclusive fitness</i> » : aptitude phénotypique « inclusive »	20
2.2. Loi de Hamilton	21
2.3. Sélection de parentèle	21
3. Coopération entre individus non apparentés : théories	21
3.1. « <i>By-product benefits</i> » : bénéfiques en tant que « sous-produit » de la coopération	21
3.2. Réciprocité	22
3.2.1. Le dilemme du prisonnier	22
3.2.2. L'altruisme réciproque dans le dilemme du prisonnier répété	22
3.2.3. La stratégie « donnant-donnant » : stabilité théorique de la réciprocité	23
3.2.4. Exemples : chauve-souris ( <i>Desmodus rotundus</i> ) et épinoches ( <i>Gasterosteus aculeatus</i> )	23
4. L'émergence de la théorie des jeux en biologie	24
4.1. La théorie de la sélection sexuelle	24
4.2. Lien avec l'économie humaine	25
4.3. La théorie des jeux au sens évolutif	25
5. La coopération et les marchés biologiques	25
5.1. Présentation	25
5.2. Exemple des primates et les « <i>grooming markets</i> »	26
5.3. Sélection de marché	27
5.3.1. Définition, exemple de l'hirondelle noire ( <i>Progne subis</i> )	27
5.3.2. Interférence entre deux types de sélection : exemple du passerin azuré ( <i>Passerina amoena</i> )	27
5.4. Limites du modèle du dilemme du prisonnier répété	28
5.4.1. Indépendance entre les « partenariats » successifs	28
5.4.2. Population homogène à probabilité égale d'interactions entre les individus	28
5.4.3. Prise de décision simultanée et absence de communication entre les partenaires	29
5.4.4. Interactions répétées nécessaires	29
5.5. Nécessité d'un nouveau modèle : le « choix du partenaire »	29
5.5.1. Justification	30
5.5.2. Exemple du poisson labre nettoyeur ( <i>Labroides dimidiatus</i> )	30
5.5.3. Conséquence sur les marchés biologiques	30
5.5.4. Prise en compte de la communication et signal honnête*	31
5.5.5. Prise en compte d'un choix séquentiel	31
6. Conclusion	32



<b>II. Modèle d'étude, le kéa (<i>Nestor notabilis</i>)</b>	<b>33</b>
1. Présentation et phylogénie	33
2. Histoire du kéa	33
2.1. Ancêtre commun des Nestoridés	33
2.2. Adaptabilité et flexibilité du kéa révélée au cours de son histoire	34
2.3. Population difficile à estimer	34
3. Écologie du kéa	34
3.1. Habitat	34
3.2. Régime et comportement alimentaires	35
3.3. Le bec, un outil efficace, témoin du dimorphisme sexuel	35
3.4. La « néophilie »	35
4. Reproduction et soin biparental	36
5. Développement	36
5.1. De l'éclosion à la sortie du nid	36
5.2. De la sortie du nid au premier été	36
5.3. Juvéniles (deuxième été) et subadultes (troisième et quatrième étés)	36
6. Vie sociale	37
7. Capacités cognitives	37
8. Conséquences pour la vie en captivité	37
8.1. Le problème de l'agressivité des femelles en période de reproduction	37
8.2. La station d'Haidlhof en Autriche : un exemple de gestion en bien-être animal	37
9. Intérêt d'étudier la coopération chez cette espèce	40
<b>DEUXIÈME PARTIE</b>	<b>41</b>
<b>I. Introduction</b>	<b>41</b>
<b>II. Matériel et Méthodes</b>	<b>43</b>
1. Sujets	43
2. Présentation de l'appareil :	44
2.1. Le complexe plateforme métallique – boîte en bois	44
2.2. Poids	46
2.3. Évaluation de l'appareil	46
2.4. Poids et ficelles filmés	47
3. Méthodes de mesure des forces investies lors de coopération dyadique	48
3.1. Présentation de la méthode 1	48
3.1.1. Évaluation qualitative du partage des forces utilisées	48
3.1.2. Équilibration de la répartition des forces lors de l'exercice	48
3.1.3. Avantages et inconvénients de la méthode 1	49
3.2. Présentation méthode 2	50
3.2.1. Évaluation qualitative du partage des forces utilisées	50
3.2.2. Équilibration de la répartition des forces lors de l'exercice	52
3.2.3. Avantages et inconvénients de la méthode 2	54
4. Utilisation des données des protocoles sociaux en vue de former des triades équilibrées	54
4.1. Relations stables dans le temps	54
4.2. Étude préalable de la hiérarchie du groupe	54
5. Phase d'entraînement individuel en trois étapes (Février-Mars 2013)	55
6. Phase de contrôles individuels : deux expériences contrôle (Mars-Avril 2013)	55
6.1. Première expérience : contrôle de la récompense : 8 essais	55
6.2. Deuxième expérience : contrôle du poids maximal individuel tiré : 8 essais	56



7. Codage des vidéos	56
8. Analyse statistique	56
9. Entraînement des dyades (Mai 2013)	57
9.1. Avec la méthode 1	57
9.2. Avec la méthode 2	57
<b>III. Résultats</b>	<b>57</b>
1. Phase d'entraînement individuel	57
2. Phase de contrôles individuels	59
2.1. Première expérience : contrôle de la récompense	59
2.2. Deuxième expérience : contrôle du poids maximal individuel tiré	60
2.2.1. Taux de succès en fonction des quatre conditions	62
2.2.2. Durée, occurrences de traction et taux de succès en fonction du sexe	62
3. Utilisation des données des protocoles sociaux en vue de former des triades équilibrées	62
3.1. Relations stables dans le temps	62
3.2. Étude préalable de la hiérarchie du groupe	63
4. Entraînement des dyades	64
4.1. Problèmes techniques	64
4.2. Calculs de ratios	65
4.3. Résultats de la méthode 1	66
4.4. Résultats de la méthode 2	67
4.5. Commentaires généraux	69
4.6. Comparaison des résultats des deux méthodes	70
<b>IV. Discussion</b>	<b>71</b>
1. Objectifs initiaux de l'étude	71
2. Forte variabilité interindividuelle en matière de motivation, de force physique, de statut hormonal	71
3. Facteur de tolérance trop peu pris en compte	72
4. Conception non optimale de l'appareil	74
5. Proposition de changements dans le protocole	76
<b>CONCLUSION</b>	<b>77</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>79</b>
<b>ANNEXE 1 : Liste des kées de la volière</b>	<b>87</b>
<b>ANNEXE 2 : Déplacements depuis décembre 2012</b>	<b>88</b>
<b>ANNEXE 3 : Répertoire comportemental des kées</b>	<b>89</b>
1. Méthode de mesure des comportements	89
2. Description de quelques comportements sociaux	90
3. Description de comportements spécifiques apparus au cours de l'expérience	91



# LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

## **FIGURES**

FIGURE 1 PHOTOGRAPHIE D'UN KÉA SAUVAGE EXPLORANT UN « ARTÉFACT » HUMAIN.....	34
FIGURE 2 PHOTOGRAPHIE DU "FORUM".....	38
FIGURE 3 PHOTOGRAPHIE DE FROWIN CREUSANT LA NEIGE.....	38
FIGURE 4 SCHÉMA DU PLAN DE LA VOLIÈRE (43 M DE LONGUEUR).....	39
FIGURE 5 ILLUSTRATION DES SITUATIONS DYADIQUES.....	42
FIGURE 6 ILLUSTRATION DE LA SITUATION TRIADIQUE.....	42
FIGURE 7 FONCTIONNEMENT DE LA PLATEFORME.....	44
FIGURE 8 PHOTOGRAPHIE DU DISPOSITIF.....	45
FIGURE 9 PHOTOGRAPHIE DU SYSTÈME DE VOLETS.....	46
FIGURE 10 PHOTOGRAPHIE DE LA SÉPARATION DE LA BOITE PAR LE GRILLAGE.....	46
FIGURE 11 "FORCE" NÉCESSAIRE POUR BLOQUER LE PLATEAU MOBILE EN FONCTION DU POIDS SUSPENDU.....	47
FIGURE 12 PHOTOGRAPHIE - VUE DE DERRIÈRE DE LA BOITE EN BOIS.....	47
FIGURE 13 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE 1.....	49
FIGURE 14 SCHÉMA EXPLICATIF DES GRANDEURS PHYSIQUES UTILISÉES.....	50
FIGURE 15 PHOTOGRAPHIE DE LA BOITE VUE DE DERRIÈRE. MÉTHODE 2 POUR LA MESURE DU TRAVAIL.....	51
FIGURE 16 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE 2 À L'AIDE D'UN EXEMPLE.....	53
FIGURE 17 DISTRIBUTION DES POIDS MAXIMAUX SOULEVÉS EN FONCTION DE L'ÂGE DES KÉAS.....	58
FIGURE 18 EXPLORATION TOTALE LORS DE L'ESSAI.....	59
FIGURE 19 NOMBRE D'OCCURRENCES "ANNEAU DANS LE BEC SANS TIRER".....	60
FIGURE 20 DURÉE DE TRACTION TOTALE LORS D'UN ESSAI EN FONCTION DU SEXE.....	60
FIGURE 21 NOMBRE DE "COUPS" TIRÉS LORS D'UN ESSAI (OCCURRENCES).....	61
FIGURE 22 DURÉE DE TRACTION TOTALE LORS D'UN ESSAI.....	61
FIGURE 23 RÉSULTATS DES RATIOS AVEC LA MÉTHODE 1.....	66
FIGURE 24 RÉSULTATS DE HOPE ET LINUS.....	67
FIGURE 25 RÉSULTATS POUR JOHN ET WILLY.....	67
FIGURE 26 RÉSULTATS POUR JOHN ET PAUL.....	68
FIGURE 27 RÉSULTATS POUR FROWIN ET PAUL.....	68
FIGURE 28 QUANTIFICATION DE L'AGRESSIVITÉ ENTRE LES PARTENAIRES LORS DES ESSAIS.....	70
FIGURE 29 PHOTOGRAPHIE DU COMPORTEMENT DE SCROUNGING.....	75
FIGURE 30 PHOTOGRAPHIE DU COMPORTEMENT BILL ON THE PLATFORM.....	75
FIGURE 31 PHOTOGRAPHIE DU COMPORTEMENT DE « WAITING OUT OF VIEW FROM PARTNER ».....	76

## **TABLEAUX**

TABLEAU 1 POIDS MAXIMAUX SOULEVÉS EN FONCTION DE L'ÂGE ET DE LA MASSE CORPORELLE DES KÉAS.....	58
TABLEAU 2 TRIADES INDÉPENDANTES OBTENUES.....	63
TABLEAU 3 RÉSULTATS DÉVOILANT LA HIERARCHIE DU GROUPE SELON LES DEUX MÉTHODES DIFFÉRENTES.....	64
TABLEAU 4 RÉCAPITULATIF DES RATIOS DES DYADES.....	69
TABLEAU 5 BILAN COMPARATIF DES DEUX MÉTHODES.....	70

## **EQUATIONS**

ÉQUATION 1 FORMULES DU TRAVAIL ET DE LA PUISSANCE D'UNE FORCE.....	50
ÉQUATION 2 FORMULE DE CALCUL DES INDEX DE CLUTTON-BROCK.....	55
ÉQUATION 3 FORMULE DE CALCUL DES RATIOS.....	65



# AVANT-PROPOS

En éthologie, la sémantique est primordiale, car les concepts, même *a priori* simples, doivent être redéfinis et adaptés aux espèces étudiées. En effet, la description des comportements utilise un ensemble de concepts qui recouvrent des notions complexes et dont la signification évolue à mesure que les recherches dévoilent les richesses des comportements animaux. Ces fluctuations imposent donc à l'auteur de définir sans ambiguïté les notions utilisées afin de se faire comprendre par le lecteur, qu'il soit novice dans ce domaine ou confirmé. C'est pourquoi nous proposons un lexique en amont de ce manuscrit, qui définit la plupart des concepts relatifs à l'écologie comportementale que nous utiliserons dans la Première Partie.

Dans le versant expérimental de notre travail, présenté dans la Deuxième Partie, nous présenterons des comportements spécifiques aux kéas que nous avons pu observer et quantifier, la plupart ayant déjà été répertoriés par les chercheurs de la station de recherche d'Haidlhof. Ceux-ci sont rassemblés et détaillés dans le Répertoire comportemental des kéas (Annexe 3).

Pour faciliter la lecture, nous avons donc choisi deux manières de référencer ces termes :

- Ceux qui sont suivis d'un astérisque (\*) sont reportés dans le Lexique,
- Ceux qui sont **en gras** se réfèrent au Répertoire comportemental des kéas.

Nous prévenons également le lecteur que tout le travail expérimental de la Deuxième Partie a été co-encadré par les professeurs Ronald Noë<sup>1</sup>, Thomas Bunyar<sup>2</sup> et le docteur Gyula Gajdon<sup>3</sup>.

1. Éthologie Évolutive, Département d'Écologie-Physiologie-Éthologie, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (UMR 7178), CNRS de Strasbourg.
2. Department of Cognitive Biology, University of Vienna.
3. Messerli Research Institute, University of Veterinary Medicine Vienna.



# LEXIQUE

Tous les mots répertoriés dans le lexique sont indiqués dans le texte par un astérisque \*

**Acteur** : Individu focal effectuant un comportement.

**Affiliatif** : Se dit d'une relation ou interaction privilégiée de tolérance s'établissant entre deux individus. En général, des comportements de confort et de jeux y sont associés (exemples de comportements affiliatifs chez le kéra : *tussle play*, *allopreening*, *allofeeding*, *fun fight*). Ce qualificatif s'oppose au terme « agonistique ».

**Agonistique** : Se dit d'une interaction liée au combat. Il inclut non seulement les comportements d'agression, mais aussi la menace et la soumission (Scott et Fredericson, 1951).

**Agent** : Acteur dans le cadre de la théorie du marché biologique.

**Altruisme** : Comportement de coopération à l'issue duquel l'acteur ne reçoit aucun bénéfice.

**Assistant** : Individu non reproducteur qui aide un couple de congénères à se reproduire en les assistant dans l'élevage des jeunes.

**Bénéfice** : Résultat d'un comportement qui, effectué de manière isolée par un individu, devrait augmenter sa *fitness* (par exemple, accès à de la nourriture).

**Chasse coopérative** : Chasse en groupe effectuée par certains animaux carnivores où l'on observe une répartition des rôles (partage du travail) puis un partage du gibier.

**Coefficient d'apparentement** : Probabilité qu'un gène d'un individu soit une copie identique par filiation, d'un gène d'un autre individu. Typiquement, ce coefficient est de 0,5 entre les parents et leurs enfants, de 0,25 entre les grands-parents et leurs petits enfants, de 0,125 entre cousins...

**Coercition** : Forme de harcèlement combiné à un comportement agressif envers l'individu harcelé.

**Commodité** : Bien ou service que l'on peut échanger sur un marché.

**Coopérant** : Individu qui effectue un acte de coopération. Lors de cet acte, il investit des coûts puis, à l'issue de cet acte, il reçoit parfois des bénéfices.

**Coopération** : Toute interaction ou série d'interactions qui, en règle générale, ou « en moyenne », résultent en un gain net pour tous les participants. Ce terme inclut tous les autres termes utilisés concernant les interactions et relations mutuellement récompensées : réciprocité, altruisme réciproque, mutualisme, symbiose, actions collectives... (Noë, 2006).

**Coût** : Résultat d'un comportement qui, effectué de manière isolée par un individu, devrait diminuer sa *fitness* (par exemple, dépense d'énergie).

**Dominance** : La dominance entre deux individus se calcule à l'aide de tableaux croisés dynamiques utilisant les données de déplacements dans un groupe. On admet qu'un individu est dominant par rapport à un autre s'il initie plus de déplacements envers cet individu qu'il n'en reçoit.

**Déplacement** : Comportement (en général d'un dominant) de déplacer un individu (en général un subordonné). L'ensemble des déplacements permet de déterminer la hiérarchie du groupe.

**Dyade** : Paire d'individus.

**Échantillonnage par individu** (« *focal-sampling* ») : Méthode de mesure du comportement qui consiste en une observation sélective et successive (ordre aléatoire) des sujets du groupe étudié. Sur chaque individu, on effectue une focale : tous ses comportements sont relevés pendant une durée déterminée.

**Échantillonnage *ad libitum*** (« *ad libitum sampling* ») : Méthode de mesure de comportement qui consiste en une observation "à volonté", l'observateur note ce qu'il voit quand il le peut.

**Échantillonnage instantané** (« *instantaneous sampling* ») : Méthode de mesure du comportement qui consiste en l'observation des comportements d'un individu à intervalles réguliers pour estimer la durée des activités. Elle est également utile pour connaître la distribution spatiale des individus du groupe.

**Égoïsme** : Comportement dont le bénéfice se rapporte uniquement à l'acteur.

**Éthogramme** : C'est l'ensemble des unités comportementales décrites dans une espèce donnée. Traduit de l'anglais il est souvent confondu avec le répertoire comportemental, qui n'est pas exhaustif mais rassemblant les unités comportementales adaptées à une question donnée.

**Extracteur** (« *extractive forager* ») : Individu qui peut exploiter la nourriture issue d'une ressource difficile à obtenir, comme les fruits à coques dures, les noix, les larves, etc... Les animaux extracteurs ont en général une grande faculté d'exploration et de manipulation des objets.

**Fitness** : Appelée également valeur sélective, ou aptitude phénotypique. Elle représente à la fois une estimation et une prédiction du taux de sélection naturelle. C'est un trait biologique qui décrit à quel point un organisme réussit à propager ses gènes (phénotype ou génotype) : elle correspond au succès démographique relatif moyen d'un phénotype considéré. En d'autres termes, plus un individu est capable de survivre et de vivre longtemps afin de se reproduire, plus sa *fitness* sera élevée. On la quantifie selon les objectifs de l'étude, soit limitée à une période courte de l'individu (survie pendant l'hiver, nombre de petits lors d'une saison de reproduction) ou idéalement, cumuler le succès reproducteur total de l'individu calculé sur sa vie entière (Danchin *et al.*, 2005).

**Grooming** : Comportement de toilettage chez les mammifères, chez les oiseaux, on parle de *Preening*.

**Harcèlement** : Est utilisé pour obtenir un bénéfice immédiat. Il s'arrête lorsque l'individu harcelé cède, et il est souvent observé dans le contexte de partage de nourriture et de copulation (Noë, 2006).

**Hiérarchie** : Elle est formée par l'ensemble des relations de dominance/subordination. Elle peut être évaluée par l'observation d'évènements spontanés (déplacements ou combats) ou grâce à un test de compétition alimentaire.

**Mutualisme** : Coopération entre individus d'espèces différentes

**Nearest neighbour** : Littéralement, voisin le plus proche, situé à moins d'un mètre de l'individu focal. Donnée utilisée lors d'observations par échantillonnage afin d'obtenir des fréquences, en vue d'analyser le réseau social notamment.

**Profiteur (« defector »)** : Individu qui refuse de participer aux coûts investis par les autres membres du groupe, mais qui profite du bénéfice commun au groupe (appelé parfois « tricheur »).

**Punition** : Le punisseur l'utilise pour changer le comportement futur de son partenaire, dans le contexte de la coopération (Clutton-Brock et Parker, 1995). Elle arrive en général après une action frustrante, et en parallèle avec le harcèlement, elle ne procure qu'un bénéfice différé (Noë, 2006).

**Receveur** : Individu qui est affecté par le comportement de l'individu focal (l'acteur).

**Reproduction coopérative** : Reproduction en groupes d'animaux, caractérisée par un partage des tâches entre les individus spécialisés dans la coopération au bénéfice d'autres individus spécialisés dans la reproduction.

**Signal honnête** : Qualifie un signal qui véhicule une information fiable au sujet de l'état d'un individu, de ses intentions, de son statut ou de sa qualité.

**Stabilité évolutive** : Etat d'une population qui ne peut plus évoluer. À ce stade, toute perturbation qui éloigne la population du point de stabilité évolutive induit des forces sélectives qui ramènent la population vers ce point (Danchin *et al.*, 2005).

**Stratégie évolutivement stable (SES)** : Concept devenu central pour la théorie des jeux au sens évolutif du terme. Stratégie qui une fois installée dans une population ne peut être envahie par aucune autre stratégie et de ce fait, correspond à une stabilité évolutive (Danchin *et al.*, 2005).

**Subordonné** : Appelé aussi parfois « dominé », il montre par des signaux spécifiques sa soumission au dominant. Par exemple, chez les kéas, il se fait déplacer.

**Triade** : Groupe de trois individus.

**Viscosité** : Se dit d'un environnement pour traduire la difficulté pour un individu de s'y déplacer.



# INTRODUCTION

La théorie du marché biologique est relativement récente. Proposée au début des années 1990 (Noë *et al.*, 1991 ; Noë, 1992), et avec l'aide de concepts issus de la théorie des jeux, elle a été énoncée dans deux publications en 1994 et 1995 (Noë et Hammerstein 1994, 1995). Cette théorie a introduit pour la première fois les notions d'offre et de demande en biologie, et plus particulièrement dans le contexte de l'évolution de la coopération. Basée sur des analogies avec le domaine de l'économie humaine, elle s'inspire directement de la théorie de la sélection sexuelle. Ses principes sont plutôt simples : on considère deux individus pouvant échanger des biens/et ou des services appelés commodités\* selon les règles de l'offre et de la demande régies par deux principaux mécanismes : celui du choix du partenaire et de la surenchère. Cette théorie fait à présent consensus chez une majorité d'éthologues, et un nombre croissant de publications fournissent de plus en plus d'arguments en sa faveur et ce, au sein de nombreux taxons tels que les Mammifères (Kutsukake et Clutton-Brock, 2008 ; Fruteau *et al.*, 2009), les Oiseaux (Metz *et al.*, 2007), les Poissons (Bshary et Grutter, 2002), ainsi que les non-vertébrés (Simms *et al.*, 2006 ; Cowden et Peterson, 2009).

Parmi les nombreuses problématiques, l'une des plus cruciales se focalise sur la compréhension de l'évolution de la coopération et particulièrement sur la coopération entre des individus non apparentés. Ce domaine de recherche retient l'attention de nombreux scientifiques et reçoit un intérêt grandissant en écologie comportementale (de Waal et Berger, 2000 ; Werdenich et Huber, 2002 ; Noë, 2006; Melis *et al.*, 2006 ; Foster et Kokko, 2006 ; Hare *et al.*, 2007 ; Seed *et al.*, 2008 ; Voelkl et Kasper, 2009 ; Apicella *et al.*, 2012).

La théorie du marché biologique apporte un éclairage nouveau : malgré l'absence de sélection de parentèle (« *kin selection* »), le phénomène de coopération pourrait être évolutivement stable\* mu par une autre force, celle de la « sélection du marché » (Noë et Hammerstein, 1995), qui est définie par les auteurs comme une « sélection de traits qui optimisent la *fitness*\* des individus dans les marchés biologiques, tels que la capacité à entrer en compétition avec les membres de la même classe, la capacité à attirer des partenaires « commerciaux », ou encore, la capacité à recruter des partenaires alternatifs de manière efficace ». Nous rappelons la notion de *fitness*\*, au sens darwinien, qui peut être résumée comme suit : c'est un trait biologique qui décrit à quel point un organisme réussit à propager ses gènes (phénotype ou génotype). En d'autres termes, plus un individu est capable de survivre et de vivre longtemps afin de se reproduire, plus sa *fitness*\* sera élevée. Enfin, cette théorie du marché biologique a été mise en évidence lorsqu'il s'agit de coopération entre organismes d'espèces différentes, appelée mutualisme\* (Bshary et Grutter, 2002 ; Simms *et al.*, 2006 ; Johnstone et Bshary, 2008), mais jamais encore, lorsqu'il s'agit de coopération entre organismes de la même espèce.

Notre travail novateur présenté ici a donc été proposé par Ronald Noë afin de tester cette théorie chez les oiseaux à « grands cerveaux » (Psittaciformes et Corvidés) en utilisant un appareil leur permettant de réaliser un exercice de coopération. Dans ce cas, d'après Noë (2006), on définit le mot de « coopération » comme « toute interaction ou série d'interactions qui, en règle générale, ou « en moyenne », résultent en un gain net pour tous les participants. Ce terme inclut tous les autres termes utilisés concernant les interactions et relations mutuellement récompensées : réciprocité, altruisme réciproque, mutualisme, symbiose, actions collectives,...

Cette étude entre dans le cadre d'une collaboration européenne ayant déjà fait ses preuves (Scheid *et al.*, 2008 ; Gajdon *et al.*, 2011 ; Schmidt *et al.*, 2011) entre trois organismes: le Centre National pour la Recherche Scientifique de Strasbourg (Éthologie évolutive, Département d'Écologie-Physiologie-Éthologie, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, UMR 7178), l'Université de Vienne (Department of Cognitive Biology), ainsi que l'Université Vétérinaire de Vienne (Messerli Research Institute). Chaque organisme a pu être représenté, respectivement par Ronald Noë, Thomas Bugnyar (Corvid Lab) et Gyula Gajdon (Kea Lab) qui ont donc co-dirigé cette étude. Les deux derniers co-directeurs mentionnés collaborent étroitement depuis plusieurs années, et ont publié des études comparant la cognition du Nestor kéa ou kéa (*Nestor notabilis*) espèce appartenant à l'ordre des Psittaciformes, avec deux espèces de la famille des Corvidés (ordre des Passeriformes) : la corneille noire et la corneille mantelée (respectivement *Corvus corone corone* et *Corvus corone cornix*) et le grand corbeau (*Corvus corax*). Ces trois espèces sont présentes à la nouvelle station de recherche d'Haidlhof (Bad Vöslau, Autriche), qui est commune aux deux universités viennoises évoquées.

Notre projet, en plus de promouvoir une collaboration entre des scientifiques français et autrichiens, s'inscrit dans cette logique, car à long terme, l'objectif est également de tester ultérieurement ces Corvidés en vue de comparer les deux espèces, corneilles et corbeaux avec le kéa. Ma participation à ce projet a été de contribuer à la mise au point des conditions expérimentales permettant de tester les hypothèses du marché biologique concernant la coopération chez les kéas.

Les sujets vivant en captivité dans la station de recherche d'Haidlhof que nous avons utilisés sont des kéas (*Nestor notabilis*), perroquets endémiques des montagnes de Nouvelle-Zélande, reconnus pour leur intelligence non seulement technique (Werdenich, 2006 ; Huber et Gajdon, 2006), mais également sociale, probablement apparue en tant qu'adaptation à une organisation sociale complexe. Certains auteurs, ayant déjà essayé d'étudier chez cette espèce le phénomène de « coopération », ont évoqué la nécessité d'effectuer des études plus approfondies afin de tester de nouveaux paradigmes modélisant ce phénomène, tels que la théorie du marché biologique (Huber *et al.*, 2008). De plus, pour des raisons pratiques, nous avons choisi de tester le kéa, qui est un modèle fiable pour ce projet de recherche dont la période expérimentale a été de six mois. En effet, grâce à

sa « néophilie » bien connue (Huber et Gajdon, 2006), la période d'habituation au matériel expérimental est extrêmement réduite voire quasi nulle, contrairement aux Corvidés.

Ce manuscrit de thèse s'organise de la manière suivante : dans un premier temps, nous expliciterons la théorie du marché biologique en décrivant le contexte dans lequel elle s'est inscrite, puis nous décrirons notre modèle d'étude qu'est le kéa. Dans un deuxième temps, nous présenterons notre travail expérimental, ce en quoi il a consisté, les difficultés liées à sa mise en œuvre, ses résultats, et ce que l'on peut en déduire. Enfin, nous analyserons les limites du protocole auxquelles nous avons été confrontés ainsi que les améliorations que nous proposons pour y remédier et mener à terme le projet.

Rapport-Gratuit.com



# PREMIÈRE PARTIE

## I. LA COOPÉRATION

En 1963, Nikolaas Tinbergen (lauréat du prix Nobel de médecine de 1973), dans la publication la plus importante de sa carrière a expliqué les différentes approches d'étude du comportement animal (Tinbergen, 1963). Son travail a été de distinguer les explications «proximales» des explications «ultimes» des comportements animaux. Les explications proximales sont la causalité et l'ontogénèse, elles concernent les mécanismes sous-jacents à la mise en place d'un comportement ; parallèlement, la phylogénie et l'avantage adaptatif sont des explications ultimes examinant les conséquences sur la *fitness*\*, c'est-à-dire, la valeur adaptative d'un comportement.

### Rappel :

La définition de coopération\* que l'on utilise tout le long de ce chapitre est «toute interaction ou série d'interactions qui, en règle générale – ou «en moyenne», résultent en un gain net pour tous les participants.» (Noë, 2006).

### **1. L'énigme de la coopération dans la nature**

Au cours de l'histoire de l'évolution, l'émergence du génome, de cellules, d'organismes pluricellulaires, d'insectes sociaux et même de la société humaine résulte de phénomènes de coopération (Nowak, 2006). La théorie de l'évolution, développée par Charles Darwin (1859), tend à affirmer que la sélection naturelle façonne les individus de manière à ce qu'ils adoptent des comportements dirigés vers leur propre intérêt (également qualifiés d'égoïstes\*) et ce, ni pour le bien de l'espèce, ni pour celui du groupe dans lequel ils vivent. Tout organisme semble être programmé pour optimiser son propre succès reproducteur, au détriment de ses compétiteurs. Il ne semble donc pas exister d'explication «ultime» pour la coopération, qui s'opposerait à cette apparente compétition entre les individus. Cependant, il semble évident pour n'importe quel naturaliste que les animaux ne se comportent pas toujours de manière égoïste\* : Darwin lui-même avait pressenti, en observant des insectes sociaux, qu'ils représenteraient un obstacle de taille à sa théorie. En effet, chez ces insectes sociaux (familles des Formicidés, Apidés, Vespidae et Termitidés) et les rat-taupes nus (*Heterocephalus glaber*), la caste des ouvrières est composée d'individus stériles : elles sont spécialisées dans l'élevage de la progéniture des individus fertiles de l'autre caste, sans jamais se reproduire elles-mêmes. Un tel système est défini par le terme «eusocial». Ces observations sont restées pendant longtemps une énigme pour les évolutionnistes : pourquoi des animaux devraient-ils aider les autres à obtenir des bénéfices\* au détriment de leur propre *fitness*\* en termes de succès reproducteur?

Plus tard, on a décrit différentes formes de coopération. On a observé que les lions (*Panthera leo*) (Stander, 1992), les hyènes (*Crocuta crocuta*) (Drea et Carter, 2009), les chimpanzés (*Pan paniscus*) (Boesch, 1994) et même certains rapaces (Bednarz, 1988) peuvent effectuer ce qu'on appelle une chasse coopérative\* (Packer et Ruttan, 1988) ; d'autre part, de nombreuses espèces tels que les suricates (*Suricatta suricatta*) (Kokko *et al.* 2001 ; Lukas et Clutton-Brock, 2012) ou les geais à gorge blanche (*Aphelocoma coerulescens*) (Stacey et Koenig, 1990 ; Burt et Peterson, 1993) pratiquent ce qu'on appelle la reproduction coopérative\* (ou reproduction communautaire) : c'est-à-dire qu'un individu peut assister ses congénères pour élever leurs petits plutôt que de chercher à avoir lui-même une descendance, soit une organisation beaucoup moins stricte que l'eusocialité.

Dans certains cas extrêmes, des comportements coopératifs ne causent apparemment aucun bénéfice\* mais uniquement des coûts\* à l'acteur : c'est ce qu'on appelle l'altruisme\* (West *et al.*, 2007). Dans les autres cas, la coopération fournit, en général, un bénéfice\* à l'acteur. Depuis les années 1960, on distingue la coopération qui a lieu entre des individus apparentés, de celle qui implique des individus non apparentés, voire appartenant à des espèces différentes : on parle alors de mutualisme\*.

Dans ce chapitre, nous allons donc énumérer plusieurs mécanismes qui expliqueraient comment ces différentes formes de coopération peuvent rester stables au cours de l'évolution. En restituant le cheminement de la réflexion suivi par les scientifiques au cours de ces dernières décennies, nous expliquerons alors la démarche qui a débouché sur l'émergence de la théorie du marché biologique, ainsi que ses implications.

## **2. Coopération entre individus apparentés : la sélection de parentèle**

### 2.1. « *Inclusive fitness* » : aptitude phénotypique « inclusive »

Ce n'est qu'en 1964 que Hamilton évoqua l'idée d'une « *inclusive fitness* » (traduite en aptitude phénotypique « inclusive » par Danchin *et al.* (2005)) qui résulte de la somme des *fitness*\* directe et indirecte. Il définit la *fitness* directe comme étant la descendance obtenue par l'individu et la *fitness* indirecte comme l'aide apportée pour avoir une descendance aux individus apparentés (reliés génétiquement). En fait, Hamilton (1964) a pu montrer que lorsque ces effets indirects sont pris en compte, la sélection naturelle s'exerce finalement sur les gènes et conduit les individus à se comporter de manière altruiste\*, de telle sorte qu'ils maximisent leur *fitness* indirecte plutôt que leur propre succès reproducteur (*fitness* directe). En d'autres termes, si un individu aide un apparenté à se reproduire, il transmettra de manière indirecte ses gènes à la génération suivante. Ainsi, l'auteur a énoncé une loi, permettant de définir les conditions pour que le comportement altruiste puisse se propager: la loi de Hamilton.

## 2.2. Loi de Hamilton

Connue simplement sous ce nom, elle peut se résumer ainsi : la coopération altruiste peut être favorisée si les bénéfices du receveur\* B multiplié par le coefficient d'apparentement\*  $r$  qu'il a avec l'acteur\* est supérieur aux coûts investis par l'acteur C.

$$\text{Elle s'exprime mathématiquement par : } rB - C > 0$$

## 2.3. Sélection de parentèle

Ce mécanisme de comportement altruiste a finalement été dénommé « sélection de parentèle » par Maynard Smith (1964). Avec la loi de Hamilton, on comprend bien que cette sélection de parentèle ne concerne pas seulement le fait d'être apparenté ou non, mais aussi les facteurs écologiques qui déterminent le coût et le bénéfice des comportements.

Enfin, pour que la sélection de parentèle puisse s'appliquer, il faut qu'un certain degré d'apparentement se maintienne entre les individus qui interagissent. Pour cela, Hamilton (1964) a indiqué qu'il existe deux mécanismes :

- la discrimination de parentèle : les individus doivent savoir reconnaître leurs apparentés ;
- une dispersion limitée : la coopération s'effectue entre tous les voisins, sans discrimination du fait d'une viscosité\* élevée de la population qui regroupe tous les apparentés entre eux.

Ces deux auteurs ont démontré ainsi que la coopération peut être, en théorie, évolutivement stable\* si les individus sont apparentés.

## 3. **Coopération entre individus non apparentés : théories**

Dans la nature on observe aussi de nombreuses formes de coopération qui peuvent avoir lieu entre des individus non apparentés : par exemple, chez les espèces à reproduction coopérative\*, certains assistants\* ne sont pas forcément apparentés avec la progéniture qu'ils élèvent.

Il existe même ce type très original de coopération qu'est le mutualisme\*. On peut citer comme exemples connus les poissons nettoyeurs (*Labroides dimidiatus*) qui retirent les parasites de leurs « clients » (Bshary et Grutter, 2002) ou encore les bactéries symbiotiques (appelées rhizobia) qui colonisent les racines des plantes légumineuses et fixent l'azote atmosphérique qui est alors disponible pour son hôte (Simms et Taylor, 2002 ; Simms *et al.*, 2006).

### 3.1. « By-product benefits » : bénéfices en tant que « sous-produit » de la coopération

D'après West *et al.* (2007), une explication possible serait que les individus ont un intérêt commun direct à coopérer. Le bénéfice issu de cet acte pourrait être considéré comme une conséquence automatique d'un acte égoïste\*. L'idée est qu'un comportement optimal d'un point de vue individuel, procure également un bénéfice aux autres. Par exemple, dans de nombreuses espèces à reproduction coopérative\*, une taille de groupe plus élevée peut procurer des avantages à tous, inhérents à la vie en groupe, tels qu'une plus grande chance de survie, une plus grande

efficacité dans l'approvisionnement, etc. Certains auteurs (Kokko *et al.*, 2001) ont montré que pour les espèces à reproduction coopérative\*, une augmentation de la taille du groupe peut être évolutivement stable\*, ce qui expliquerait les coûts investis par des assistants\* non fertiles, et surtout la relation faible entre le degré d'apparentement et les comportements d'aide souvent observé chez ce type d'espèce.

### 3.2. Réciprocité

Une autre possibilité est qu'il existe des mécanismes qui renforcent la coopération en récompensant les coopérants\* et en punissant les profiteurs\* : en 1971, Trivers introduit la notion de réciprocité (Trivers, 1971). En effet, le véritable problème qui se pose à présent, est que tout groupe contenant des individus coopérant serait vulnérable du fait de la présence de profiteurs\*. On définit les profiteurs\* comme des individus qui refusent de participer aux coûts investis par les autres membres du groupe, mais qui profitent du bénéfice commun au groupe. Dans une population homogène, où tous les individus ont la possibilité d'interagir entre eux et de manière égale, la sélection naturelle favoriserait les profiteurs\*.

#### 3.2.1. Le dilemme du prisonnier

Ce paradoxe est bien illustré par le dilemme du prisonnier qui se base sur la théorie des jeux, utilisée à l'origine en économie humaine (nous y reviendrons au paragraphe 4.3.). Le dilemme du prisonnier est un cadre conceptuel prévu pour illustrer des problèmes de coopération. Deux « joueurs » (A et B) ont un choix simultané à réaliser, celui de coopérer avec l'autre ou celui de tricher. Une fois leur choix arrêté, des récompenses R sont distribuées selon quatre configurations possibles :

- A coopère et B triche R=0 pour A et R=5 pour B ;
- A triche et B coopère R=5 pour A et R=0 pour B ;
- A et B trichent R=1 chacun ;
- A et B coopèrent R=3 chacun.

En conséquence, si les deux joueurs n'interagissent qu'une seule fois, le choix de tricher est le plus rationnel, et ce quelle que soit la stratégie du partenaire. On illustre ainsi le fameux paradoxe : théoriquement la coopération, pourtant observée dans la nature, ne serait pas une stratégie stable par rapport au choix de « toujours tricher ».

#### 3.2.2. L'altruisme réciproque dans le dilemme du prisonnier répété

Or Trivers (1971), qui fut le premier à utiliser le dilemme du prisonnier en biologie, remarque que lorsque ce dilemme se répète, c'est-à-dire lorsque les individus ont une probabilité de se rencontrer plusieurs fois au cours de leur vie, il peut alors devenir avantageux de coopérer. Il proposa le paradigme de l'altruisme réciproque comme « solution » possible à ce dilemme, où les deux « joueurs » peuvent maximiser ensemble leur bénéfice en s'aidant à tour de rôle et de manière altruiste. Néanmoins, Trivers posa des conditions d'ordre écologique et comportemental qui augmentent la stabilité de cette stratégie. Par exemple, la durée de vie moyenne des individus, leur taux de dispersion et la faculté à vivre en groupe sont des conditions dont on comprend

intuitivement qu'elles influencent directement la probabilité que deux individus se rencontrent au cours de leur vie, ce qui a pour conséquence de rendre les comportements de type coopératif plus probables. Cette idée a semblé très élégante et apportait un cadre théorique satisfaisant, ce qui accéléra le développement de ce champ d'étude en écologie comportementale.

### 3.2.3. La stratégie « donnant-donnant » : stabilité théorique de la réciprocité

Plus tard, Axelrod (1984) s'est penché sur la question en réalisant un célèbre tournoi informatique, au cours duquel il mit 62 stratégies différentes en compétition, toutes proposées par des scientifiques venus du monde entier. Il en a découlé que la stratégie d'Anatol Rapoport appelée « *Tit for Tat* », traduite en stratégie « donnant-donnant », serait la seule qui puisse être stable évolutivement. Elle peut être résumée ainsi : celui qui commence doit coopérer au premier tour, puis copie toujours le comportement de son partenaire. D'après Davies *et al.* (2012), on peut interpréter cette stratégie comme une combinaison des comportements suivants : « être gentil » (on commence par coopérer), « faire subir des représailles » (punition\* directe si le partenaire ne coopère pas) et « pardonner » (on recommence à coopérer dès que l'opposant se remet à coopérer même si l'autre n'a pas coopéré auparavant).

### 3.2.4. Exemples : chauve-souris (*Desmodus rotundus*) et épinoches (*Gasterosteus aculeatus*)

L'expérience d'Axelrod (1984) a été déterminante, puisqu'elle a ensuite encouragé l'intérêt des chercheurs à expliquer leurs observations en termes de réciprocité. Par exemple, Wilkinson (1984) s'y est intéressé en étudiant un groupe de chauve-souris vampires (*Desmodus rotundus*) du Costa Rica. Au cours de la journée, elles nichent en groupes stables de huit à douze individus, incluant les mères, leur progéniture, des apparentés, et quelques non apparentés. Les adultes vont se nourrir la nuit de sang d'animaux, mais cette activité s'avère risquée, car environ un quart des chauves-souris reviennent nicher sans avoir pu se nourrir, ce qui limite fortement leurs chances de survie pour les prochains jours. Ces individus non nourris quémandent de la nourriture à ceux qui ont obtenu du sang, et en reçoivent souvent. Wilkinson a montré que les chauves-souris vampire partagent leur nourriture entre apparentés et non apparentés, de plus il a observé qu'il y a bien des interactions répétées et que les bénéfiques sont supérieurs au coût. Cependant, il n'y a pas de preuve que cette coopération soit dirigée préférentiellement vers les individus qui aident le plus. Au final, le résultat de ces observations reste équivoque et certaines explications plus simples, telles que la sélection de parentèle, ou le « bénéfice de sous-produit » ne peuvent être exclues.

Par contre, quelques années plus tard, Milinski (1987) a montré expérimentalement que les épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) utilisent cette stratégie du « donnant-donnant » en les mettant dans une situation concrète et similaire à celle du dilemme du prisonnier. Dans la nature, les épinoches à trois épines nagent souvent par paires, côte à côte, s'approchant de leur prédateur afin de l'inspecter. Milinski a créé une situation d'inspection de prédateur par paires virtuelles d'épinoches. En fait, à l'aide d'un miroir, il a remplacé « le partenaire » du sujet par son propre reflet. En fonction de l'inclinaison du miroir, le partenaire virtuel peut donc « se comporter » de manière plus ou moins coopérative : soit en suivant exactement le sujet (coopérant\*), soit en s'éloignant du sujet (profiteur\*). Le résultat est que le sujet se rapproche beaucoup plus près du

prédateur avec une image « qui coopère » qu'avec une image « qui ne coopère pas », supportant donc l'hypothèse que la coopération peut être évolutivement stable\* *via* cette stratégie de « donnant-donnant », même en présence de profiteurs\*.

Cependant, d'après Noë et Voelkl (2013), même après trente ans de recherche intense d'exemples probants, la preuve sans équivoque d'altruisme réciproque présent dans la nature reste peu étayée, d'où la nécessité d'apporter une vision nouvelle et de rendre les modèles théoriques plus complexes concernant l'évolution de la coopération chez les individus non apparentés ou d'espèces différentes.

## 4. L'émergence de la théorie des jeux en biologie

### 4.1. La théorie de la sélection sexuelle

Dans la deuxième partie de « *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* » Darwin (1871), proposa la théorie de la sélection sexuelle. Davies *et al.* (2012) expliquent qu'il a voulu comprendre pourquoi on retrouve souvent des traits physiques extravagants chez un seul sexe, souvent chez les mâles. Pourquoi par exemple, seulement les paons mâles ont ce plumage si orné ou encore seul l'antilope mâle porte des cornes si imposantes ? Il affirme que ces structures ne seraient pas essentielles à la survie en soi, sinon, les femelles devraient les avoir aussi. Il proposa plutôt que ces traits ont évolué de la sorte car ils ont représenté un avantage dans la compétition pour l'accouplement, c'est ce processus qu'il nomma « sélection sexuelle ». Il suggéra que la compétition sexuelle est de deux sortes. L'une serait entre les individus du même sexe (les mâles en général) qui éloignent, voire se battent avec leurs rivaux, ainsi la victoire est obtenue par le compétiteur le plus puissant, ce qui explique l'évolution des « armements » (comme les cornes de l'antilope). Dans ce cas, les femelles restent passives, on parle de « sélection intrasexuelle », ou de « compétition mâle-mâle ». L'autre serait également entre les individus du même sexe qui se concurrencent, afin « d'exciter ou de charmer » les individus du sexe opposé - les femelles en général, qui cette fois ne sont plus passives mais sélectionnent le partenaire « le plus charmant », ce qui explique l'évolution des ornements (comme la queue du paon). Dans ce cas, on parle de « sélection intersexuelle » ou de « choix du partenaire par la femelle ». Ce n'est que plus tard, avec les outils apportés par la génétique, qu'on a pu montrer qu'en général, les femelles investissent plus dans les gamètes et le soin parental. Ainsi, les mâles dépensent plus d'énergie pour mettre en valeur leurs attributs sexuels secondaires et donc ont un plus fort taux de reproduction. Cette asymétrie d'investissement reproductif donne d'ailleurs lieu au dimorphisme sexuel chez certaines espèces (Trivers, 1974). Si l'asymétrie est forte, cela conduit à une situation où les mâles sont en compétition pour les femelles et ce sont ces dernières qui ont le choix, se basant soit sur les ressources qu'ils fournissent, soit sur leur qualité génétique.

#### 4.2. Lien avec l'économie humaine

Hammerstein (1998), qui explique pourquoi la théorie des jeux dans le sens évolutif du terme existe, affirme que ce «combat biologique pour l'existence» entre les animaux par la compétition sexuelle présente de fortes ressemblances avec le «combat pour le succès économique» entre les hommes et femmes d'affaires dans les marchés compétitifs. D'après cet auteur, bien avant que Darwin n'eût publié ses travaux fondateurs, le philosophe et économiste Adam Smith avait déjà montré que dans le monde économique, la compétition est le moteur qui se cache derrière l'efficacité économique et l'adaptabilité. Pour Hammerstein (1998), c'est donc très surprenant de remarquer la similitude des idées sur lesquelles les fondateurs de l'économie et de la théorie moderne de l'évolution ont appuyé leurs principales théories.

Hammerstein (1998) remarque qu'avant d'avoir été engagées dans une démarche interdisciplinaire, il semble que chaque théorie ait nécessité un certain temps pour mûrir indépendamment. Les darwinistes d'une part, ont dû attendre l'avènement de la génétique pour appliquer les concepts de l'évolution aux gènes, support matériel de l'héritabilité (Fisher, 1930). Certains sont même allés jusqu'à affirmer que l'unité de base de sélection se situerait plus au niveau des gènes qu'au niveau de l'individu (Dawkins, 1976). Les économistes d'autre part, ont dû développer la base mathématique sur laquelle s'appuie leur théorie classique de la compétition. Cette base mathématique correspond à la théorie des jeux qui fut proposée par Neumann et Morgenstern (1944).

#### 4.3. La théorie des jeux au sens évolutif

En économie, elle correspond à des modèles mathématiques permettant d'étudier les prises de décisions rationnelles des humains lors de situations de conflit ou de coopération. Le dialogue fructueux entre la biologie et l'économie ne s'est enfin mis en place que quelques décennies plus tard. Hammerstein et Selten (1994) affirment qu'à l'origine, la théorie des jeux a été développée comme une théorie de stratégie du comportement humain basée sur une prise de décision rationnelle. La théorie des jeux dans le sens évolutif du terme ne se base pas sur une hypothèse de rationalité qui existerait dans la nature, mais sur l'idée que le processus de sélection naturelle conduit les organismes à une optimisation de leur succès reproducteur. Depuis, on utilise la théorie des jeux au sens évolutif du terme pour analyser les conflits et la coopération dans le monde du vivant.

### **5. La coopération et les marchés biologiques**

#### 5.1. Présentation

Noë et Hammerstein (1994, 1995) ont proposé le terme de « marché biologique » afin de faire fructifier de nouveaux modèles étudiant la coopération de manière interdisciplinaire à l'aide de ces deux théories (sélection sexuelle et économie) s'appuyant apparemment sur les mêmes concepts. Le paradigme du marché biologique met l'accent sur certains aspects de la coopération qui ont été

ignorés par les modèles anciens de la biologie, mais déjà utilisés en économie comme le choix et le changement de partenaire, la compétition par la surenchère entre les partenaires potentiels, le partage des bénéfices et le taux d'échanges des biens et/ou services entre les agents\*, ou partenaires « commerciaux ». Par analogie avec la théorie de la sélection sexuelle, la théorie du marché biologique prédit que le choix du partenaire peut conduire à une sélection de traits particuliers. Cette forme de sélection à travers la force du choix du partenaire a été nommée « sélection de marché » par Bshary et Noë (2003).

Dans l'étude de la coopération, l'approche par le marché biologique présente deux objectifs :

- expliquer les adaptations résultant de la sélection de marché ;
- prédire les modifications des taux d'échanges de commodités\* lorsque l'on modifie l'offre et la demande de ces commodités\*

## 5.2. Exemple des primates et les « *grooming markets* »

L'effet des variations dans l'offre et la demande est le sujet de nombreuses études s'intéressant aux mécanismes proximaux des marchés biologiques. Par exemple, chez les primates non-humains, le fait de toiletter (*grooming* \*) un autre individu est considéré comme une commodité\* qui peut être échangée soit contre un autre toilettage, soit contre d'autres services variés, c'est ce qu'on appelle les « *grooming markets* » (Barrett *et al.*, 1999). De nombreuses études montrent que les primates « paient » plus en toilettage lorsque les commodités\* se raréfient : les subordonnés\* toilettent d'autant plus les dominants\* avant d'être tolérés aux sites de nourriture lorsque les ressources se font rares ( de Waal, 1997 ; Barrett *et al.*, 2002 ; Ventura *et al.*, 2006 ; Chancellor et Isbell, 2008 ; Port *et al.*, 2009), ou bien lorsqu'il y a peu de nouveau-nés dans le groupe, les femelles toilettent d'autant plus les mères afin d'avoir accès à leur petit (Gumert 2007a ; Henzi et Barrett 2002), ou encore quand la présence de femelles fertiles se raréfie, les mâles toilettent d'autant plus les femelles fertiles avant de copuler (Gumert 2007b ; Koyama *et al.*, 2012).

Certains auteurs ont jugé nécessaire de quantifier précisément les échanges de commodités\*. Lors d'une expérience réalisée chez deux groupes de vervets sauvages (*Chlorocebus pygerythrus*), Fruteau *et al.* (2009) ont pu montrer que le cours de l'offre et de la demande détermine la « valeur marchande » de certains individus, ayant été entraînés à procurer de la nourriture à tout le groupe. L'expérience a été réalisée en deux étapes :

- une femelle placée en bas de la hiérarchie\* a été entraînée à ouvrir un conteneur à nourriture que tout le groupe peut partager. À l'issue de cet acte, les auteurs ont mesuré la durée de toilettage par les autres membres du groupe dont cette femelle a bénéficié ;
- les auteurs ont ensuite entraîné une deuxième femelle placée en bas de la hiérarchie\* à ouvrir en même temps que l'autre femelle un deuxième conteneur à nourriture, identique au premier. À l'issue de cet acte, ils ont mesuré la durée de toilettage par les autres membres du groupe dont les deux femelles ont bénéficié.

Fruteau et ses collaborateurs ont exactement observé ce que la théorie du marché prédit : après l'introduction de la deuxième femelle à l'expérience, la première femelle a perdu en partie ses bénéfices gagnés lors de la première étape. Ils ont montré précisément que ce bénéfice est divisé par

deux lorsque le nombre d' «offrants» est doublé. Les auteurs ont conclu que les vervets savent s'adapter rapidement à une «valeur marchande» fluctuante d'un membre du groupe.

### 5.3. Sélection de marché

#### 5.3.1. Définition, exemple de l'hirondelle noire (*Progne subis*)

D'après Noë et Voelkl (2013), les mécanismes exacts de la sélection de marché par le choix du partenaire sont susceptibles de différer avec ceux de la sélection sexuelle. Pour cette dernière, le lien génétique peut avoir des effets puissants sur la sélection de traits spécifiques : en effet, il existe une relation forte entre les mécanismes de choix et les traits choisis (Fisher, 1930). Clairement, ceci ne peut avoir lieu dans les systèmes mutualistes où les « partenaires commerciaux » appartiennent à des espèces différentes, ou sont non apparentés.

Par exemple, chez l'hirondelle noire (*Progne subis*), les gardiens dominants\* du territoire peuvent monopoliser des maisons artificielles construites par l'homme contenant plusieurs trous pour nicher, mais ils ne peuvent pas exploiter la totalité des nids en y installant plusieurs femelles, du fait d'un soin biparental obligatoire. Une solution consiste à tolérer des mâles satellites subordonnés\* avec leur partenaire et de réaliser quelques copulations extra conjugales avec cette dernière. Le gardien du territoire bénéficie donc de possibilités de reproduction additionnelles, et le satellite de pouvoir s'installer pour se reproduire. Pour cette forme de coopération, les mâles dominants\* devraient plutôt accepter des mâles juvéniles (âgés d'un an), car il est très improbable que ceux-ci défient le gardien ou réussissent à courtiser sa partenaire. Noë et Hammerstein (1994) ont identifié cette organisation comme un système où la sélection de marché devrait exercer une pression de sélection chez les juvéniles ayant un retard de mue, puisque les gardiens choisissent les satellites ayant les plumages les plus ternes.

#### 5.3.2. Interférence entre deux types de sélection : exemple du passerin azuré (*Passerina amoena*)

Il est difficile d'observer aussi facilement dans la nature cette sélection de marché, du fait de la possible interférence avec la sélection sexuelle, qui s'opère souvent en même temps. Noë et Voelkl (2013) citent un nouvel exemple de résultat de pression de sélection pour des oiseaux juvéniles à plumage terne, qui a été retrouvé plus tard dans des conditions plus naturelles chez une autre espèce : le passerin azuré (*Passerina amoena*) ou pape lazuli (Greene *et al.*, 2000). Ce sont des oiseaux oscines (chanteurs) apportant un soin biparental obligatoire et qui se reproduisent dans différents habitats en Amérique du Nord. Les mâles défendent les territoires constitués d'arbustes dans lesquels les nids sont construits. Les anciens mâles retournent à l'endroit où ils se sont reproduits l'année précédente et se retrouvent avec des juvéniles au printemps suivant: la compétition pour les emplacements de nids est alors intense. La possibilité pour les derniers juvéniles de s'installer sur des territoires dépend fortement de leurs interactions avec les anciens mâles déjà installés. Les mâles adultes sont agressifs envers les juvéniles colorés, mais tolèrent ceux au plumage terne. Ils «choisissent» donc leur voisinage : les juvéniles au plumage terne, pour les mêmes raisons que l'hirondelle noire (voir paragraphe 5.3.1.). Le résultat est que les juvéniles au

plumage terne occupent des territoires de meilleure qualité que la plupart de leurs semblables colorés. Comme chez la plupart des oiseaux chanteurs territoriaux, les femelles sont d'abord attirées par la qualité du territoire et seulement ensuite par l'apparence du mâle. Greene *et al.* (2000) ont montré que le succès reproducteur chez le passerin azuré juvénile suit une relation bimodale concernant la coloration du plumage: les juvéniles les plus colorés devront se débrouiller pour trouver leur propre territoire alors que les juvéniles les plus discrets sont plus susceptibles de trouver une partenaire car ils occupent un territoire de meilleure qualité.

Pour Noë et Voelkl (2013), c'est un exemple très clair d'un système où deux types opposés de pression de sélection fonctionnent en même temps: la sélection sexuelle favorise les juvéniles à plumage coloré, alors que la sélection de marché favorise ceux qui ont un plumage terne. Le résultat est qu'une sélection interférée s'opère résultant en une très forte variabilité au sein des juvéniles, notamment dans la coloration de leur plumage.

#### 5.4. Limites du modèle du dilemme du prisonnier répété

Noë et Voelkl (2013) émettent quelques critiques sur les conditions requises pour l'utilisation du modèle du dilemme prisonnier répété, en affirmant que celles-ci reflètent peu souvent ce qui est habituellement observé dans la nature. Pour eux, si ces conditions initiales diffèrent trop des conditions naturelles, alors il faut abandonner ce modèle à la faveur d'un nouveau plus pertinent dans ce cadre.

##### 5.4.1. Indépendance entre les « partenariats » successifs

Noë et Voelkl (2013) affirment que la stratégie « donnant-donnant » précédemment décrite (voir paragraphe 3.2.3.) serait une stratégie modélisant plutôt le « contrôle du partenaire » : le tricheur est « puni » par son partenaire afin qu'il change son comportement pour les interactions futures. Les chercheurs s'intéressant à cette stratégie considèrent cette forme de partenariat coopératif pour acquis, et se concentrent sur les mécanismes que chaque participant utilise pour éviter d'être trompé par son partenaire. Le but est d'améliorer le gain net de chacun, dans une série d'interactions avec un partenaire spécifique. Chaque individu peut avoir ce type de séries d'interactions avec de multiples partenaires, mais d'après Noë et Voelkl (2013), un des points les plus discutables de ce modèle est que ces différents partenariats ne s'influencent pas l'un l'autre.

Or, pour expliquer l'existence de la coopération dans la nature (entre individus non apparentés, ou d'espèces différentes), il faudrait plus s'appuyer sur un modèle qui insiste sur le « choix du partenaire » à l'instar de la théorie de la sélection sexuelle, donc *a fortiori*, prendre plus en compte le changement éventuel de partenaire (voir paragraphe 5.5.).

##### 5.4.2. Population homogène à probabilité égale d'interactions entre les individus

Voelkl et Kasper (2009) ont par exemple montré de manière théorique que la structure sociale peut également favoriser l'émergence du phénomène de coopération chez les primates, et ceci par ce qu'on appelle la réciprocité du réseau (« *network reciprocity* »), terme qui a été introduit par Nowak (2006). En effet, dans la nature, peu d'animaux ont un seul partenaire possible, ou s'apparient de manière aléatoire pour coopérer. Ainsi on peut comprendre qu'il a été impossible

pour Wilkinson (1984) de démontrer une réciprocité entre les chauves-souris vampires, au sens dyadique (interaction entre deux individus, comme le prévoit le dilemme du prisonnier, voir paragraphe 3.2.4.). Il n'a pas pu montrer que les individus nourrissent préférentiellement ceux qui les avaient nourris auparavant, ou refusent de nourrir ceux qui avaient refusé de les nourrir. Voelkl et Kasper (2009) insistent donc sur une nécessaire hétérogénéité du groupe pour permettre à la coopération d'être stable, et donc sur un appariement non aléatoire entre les coopérants\*. En élargissant le sujet à la théorie du marché biologique, les auteurs concluent sur la nécessité de complexifier le modèle de choix stratégique testé (ici, il est dichotomique et basé sur « tous les individus trichent » ou « tous les individus coopèrent »), en créant une version où le taux d'échange des biens et/ou services serait modélisé par une variable continue, c'est-à-dire pouvant prendre en compte un grand nombre de valeurs fluctuantes dans le temps.

#### 5.4.3. Prise de décision simultanée et absence de communication entre les partenaires

Noë et Voelkl (2013) insistent également sur une des conditions initiales dans le dilemme du prisonnier qui stipule que les deux joueurs prennent leur décision simultanément sans communiquer entre eux. La plupart des modèles théoriques de coopération se basent sur ce dilemme, mais on se rend compte que cela ne correspond pratiquement jamais avec les conditions naturelles. Les scientifiques observant les comportements de coopération dans la nature rapportent des indices omniprésents de communication (Davies *et al.* 2012): du «quorum sensing» des bactéries (utilisé pour réguler la production de molécules par les bactéries qui sont ensuite excrétées dans l'environnement pour favoriser la croissance bactérienne), aux signaux et gestes sophistiqués des mammifères et oiseaux (émergence du domaine d'études de la bioacoustique). De même que dans la théorie de la sélection sexuelle, on pourrait alors insister sur l'importance des « signaux honnêtes » (voir paragraphe 5.5.4.).

#### 5.4.4. Interactions répétées nécessaires

Alors que les stratégies du type « donnant-donnant » insistent sur la dynamique des interactions répétées entre les couples d'individus, le paradigme du marché biologique met plutôt l'accent sur le contexte dans lequel les interactions coopératives prennent place. Ceci signifie que le caractère répété des interactions constitue une possibilité pour établir un échange coopératif de biens et/ou services mais qui n'est pas strictement nécessaire (Noë et Voelkl, 2013). On pourrait retrouver ces cas extrêmes où deux individus coopèrent une seule fois, comparables aux systèmes de « leks », qui sont des endroits dépourvus de ressources où les mâles (chez les grands tétras (*Tetrao urogallus*) par exemple) se rassemblent pour effectuer des parades nuptiales. Dans ce cas, les partenaires sexuels ne s'accouplent qu'une seule fois.

#### 5.5. Nécessité d'un nouveau modèle : le « choix du partenaire »

D'après Noë et Voelkl (2013), l'importance du choix du partenaire en tant que force sélective a été depuis longtemps reconnue dans le contexte de la sélection sexuelle, mais pas dans celui de la coopération.

### 5.5.1. Justification

Ces modèles montreraient que la présence de partenaires alternatifs peut influencer le comportement du partenaire actuel, qui les forceraient à effectuer une compétition par la surenchère, même si le changement de partenaire n'est pas immédiat. Le choix et le changement de partenaire peuvent être basés soit sur la comparaison des offres disponibles au moment où le choix est fait, soit sur la comparaison des gains nets issus d'interactions passées avec de multiples partenaires. Pour Noë et Voelkl (2013), la possibilité de changer de partenaire peut avoir deux conséquences opposées : d'une part, le fait d'être exploité peut être évité en échangeant les profiteurs\* contre d'autres partenaires, mais d'un autre côté, l'exploitation peut être favorisée si les profiteurs\* se retrouvent avec des nouveaux partenaires. Il ne s'agirait plus d'avoir une vision de la population de coopérants\* contre celle des tricheurs, pour savoir qui l'emporte sur qui, mais d'évaluer quel équilibre stable entre ces deux stratégies émergerait dans une population donnée.

### 5.5.2. Exemple du poisson labre nettoyeur (*Labroides dimidiatus*)

Le comportement du poisson labre nettoyeur (*Labroides dimidiatus*) a été quasiment intégralement étudié par les scientifiques (Bshary, 2001 ; Bshary et Grutter, 2002 ; Tebbich *et al.*, 2002). Il représente un exemple intéressant de mutualisme\* : les nettoyeurs occupent de petits territoires qui sont régulièrement visités par les poissons de récifs coralliens (appelés « clients »), qui se présentent à eux afin d'être inspectés au niveau de leurs écailles, leurs branchies et de leur bouche. Les clients bénéficient ainsi du retrait des parasites par le nettoyeur et les nettoyeurs obtiennent par là une source de nourriture. Au sein de la population des clients, on distingue deux sortes : les « sélectifs » qui ont un espace vital étendu comprenant plusieurs « stations de nettoyage », et les « résidents » dont l'espace est plus petit et n'ont accès qu'à une seule station de nettoyage. Des observations et expériences de terrain ainsi que des expérimentations en conditions de laboratoire ont montré que le type de client (sélectif ou résident) influence le comportement du nettoyeur par rapport à son client et vice versa (Bshary et Noë, 2003). Le nettoyeur donne la priorité aux clients sélectifs, créant une situation de compétition entre les clients. Parfois les nettoyeurs peuvent tricher : ils mangent les écailles ou le mucus de leur client. Dans ce cas, les clients sélectifs changent de partenaire (logique de choix du partenaire), alors que les résidents « punissent » le nettoyeur (logique de contrôle du partenaire) en le chassant de manière agressive. Plus récemment, Adam (2010) a montré que lorsque les nettoyeurs se retrouvent à leur tour en situation de compétition, les clients reçoivent un service de meilleure qualité. Tous ces résultats tendent à montrer que les mécanismes de compétition et donc de choix du partenaire sont décisifs pour façonner les comportements des agents\* d'un système mutualiste complexe.

### 5.5.3. Conséquence sur les marchés biologiques

Lorsque le choix du partenaire est possible, une situation de compétition se crée entre les meilleurs partenaires. Cette compétition est omniprésente dans les thématiques de « marchés sexuels » chez les animaux. Lorsqu'un compétiteur ne peut être exclu de force, les faveurs d'un partenaire attractif doivent être gagnées en offrant un plus haut bénéfice potentiel que tous les autres

compétiteurs. Pour Noë et Voelkl (2013), ce choix implique l'évaluation de différents partenaires qui va être associée à un certain coût de recherche. Trouver de nouveaux partenaires potentiels et évaluer leur valeur coopérative nécessite du temps, de l'énergie, et parfois une prise de risques. Ce recrutement doit être rentable pour l'individu. Celui-ci a déjà été modélisé notamment dans le cadre de la théorie de la sélection sexuelle (Gibson et Langen 1996).

#### 5.5.4. Prise en compte de la communication et signal honnête\*

La communication peut fortement faciliter la coopération, mais d'un autre côté, cela crée un nouveau dilemme : le problème du signal honnête\*. Celui-ci a été largement étudié dans le contexte de la sélection sexuelle mais à peine dans le contexte des marchés biologiques (Noë et Voelkl, 2013). Dans de nombreux cas, les bénéfices obtenus lors d'interactions avec d'anciens partenaires différents vont fournir la meilleure indication pour les bénéfices futurs. Le parallèle que l'on peut faire avec la sélection sexuelle chez certains oiseaux, est celui de la parade répétée de nourrissage avant l'accouplement, qui peut être utilisée par les femelles pour évaluer la capacité du mâle à nourrir sa progéniture future. Un partenaire qui n'est même pas capable de fournir de la nourriture avant de se reproduire sera considéré, de manière quasi certaine, comme un mauvais gardien du territoire après l'accouplement. Le bénéfice direct reçu par les femelles avant l'accouplement se traduit par une réduction du coût à investir dans la recherche de partenaire, puisque ce dernier semble amorti par les nourrissages du mâle en faveur de la femelle. Une fois de plus, Noë et Voelkl (2013) extrapolent ce phénomène à la coopération : un individu qui choisit entre plusieurs partenaires pour coopérer fait face à un problème similaire. Dans son choix, il prendra en compte les expériences avec ses anciens partenaires, ce qui fournit un minimum d'information sur leurs contributions potentielles.

#### 5.5.5. Prise en compte d'un choix séquentiel

Bull et Rice (1991) proposèrent l'un des premiers modèles de « choix du partenaire ». Ils ont montré que la coopération peut être établie grâce à une asymétrie entre les partenaires « commerciaux » : un partenaire peut évaluer la valeur coopérative de l'autre avant de coopérer et cet individu discriminant peut donc choisir parmi de nombreux partenaires. Cela signifie que les deux partenaires commerciaux font leur choix non pas au même moment, mais de manière séquentielle.

Pour en revenir à l'économie, Noë et Voelkl (2013) illustrent une situation de choix séquentiel de la manière suivante : on distingue le « vendeur », c'est-à-dire le commerçant émettant l'offre initiale, de l'« acheteur » qui est celui qui discrimine et peut choisir parmi les offres des différents vendeurs. Si ces derniers diffèrent entre eux dans la valeur offerte, l'acheteur peut adopter la stratégie de toujours choisir le vendeur le plus coopératif, c'est-à-dire celui avec l'offre la plus intéressante. Le même argument a été employé par Dawkins (1976) pour décrire l'évolution de l'investissement du mâle soumis au choix de la femelle dans le « marché sexuel ». Dès qu'une femelle copule avec un mâle (et que l'œuf est fécondé), la femelle est chargée du bien-être de l'œuf, beaucoup plus que le mâle qui pourrait essayer d'aller fertiliser d'autres femelles. Cependant, si les

mâles diffèrent entre eux dans la quantité d'investissement qu'ils mettent en oeuvre avant la copulation, alors les femelles préférant ceux qui ont investi le plus, auront une *fitness*\* augmentée, et leur stratégie va donc émerger par sélection.

## 6. Conclusion

Nous avons pu voir à travers ce chapitre comment la coopération, dont la première idée que l'on s'en fait peut-être intuitive et simple, reste de fait un concept qui continue d'alimenter les débats scientifiques actuels en écologie comportementale. Nous avons compris, en nous basant sur la théorie de l'évolution et donc en considérant la coopération en tant que stratégie stable, ce qui a amené les scientifiques à se questionner sur les mécanismes mais aussi les conditions d'apparition d'un tel phénomène, tant il semble contraire à la logique de maximisation de la *fitness*\* pour un individu. Ainsi, à travers une présentation assez succincte des recherches dans ce domaine, nous avons voulu rendre compte du développement du cadre théorique construit pour penser et étudier la coopération : des premières analogies avec la théorie des jeux aux nouvelles approches impliquant les marchés biologiques qui insistent sur la nécessité d'étudier les mécanismes de choix de partenaire. Ainsi, la coopération illustre bien comment cette problématique a permis, et permet encore, un dialogue interdisciplinaire fructueux entre observation, expérimentation et approche théorique.

Les travaux expérimentaux effectués que nous présentons dans ce manuscrit de thèse, s'inscrivent donc dans cette idée de dialogue, notamment dans le fait que ces nouveaux concepts théoriques ont besoin d'être vérifiés en comparant leur prédiction avec les résultats obtenus par l'expérimentation. Étant donné que notre modèle d'étude est le kéké (*Nestor notabilis*), un perroquet, nous allons maintenant fournir quelques éléments descriptifs de cette espèce animale.

## II. MODÈLE D'ÉTUDE, LE KÉA (*NESTOR NOTABILIS*)

### 1. Présentation et phylogénie

Le kéa (*Nestor notabilis*), perroquet (ordre des Psittaciformes) endémique de Nouvelle-Zélande, vit dans un milieu alpin rude où la quantité de nourriture est rare et fluctuante. De la même taille qu'une corneille, son plumage est globalement vert olive mais rouge-orangé en face interne des ailes (voir figure 1). Chez cette espèce, dans toutes les classes d'âge, les individus sont généralement curieux, téméraires, et passent beaucoup de temps à manipuler voire détruire des objets. Reconnue depuis quelque temps comme particulièrement intelligente et innovatrice, cette espèce présente une flexibilité comportementale extraordinaire, lui permettant notamment de répondre aux exigences sévères inhérentes à son environnement (Diamond et Bond, 1999).

Il a été montré que les perroquets, ont une grande taille relative de cerveau comparables à la famille des Corvidés (Emery et Clayton, 2004 ; Iwaniuk *et al.*, 2005) par rapport aux autres oiseaux. En effet, ils ont un grand pallium et un cerveau antérieur (prosencephale) de taille élevée par rapport au cerveau postérieur (rhombencéphale) (Emery, 2006). Les perroquets ont des capacités de manipulation élaborées et sont probablement les imitateurs vocaux les plus connus (Pepperberg, 2002). L'ordre des Psittaciformes se divise en trois super-familles, comprenant 340 espèces en tout ; il est représenté sur tous les continents du monde et préférentiellement dans les zones tropicales (Waterhouse, 2006). Les perroquets de Nouvelle-Zélande appartiennent à la super-famille des Strigopoïdés partagée en deux familles : les Strigopidés dont la seule espèce survivante est le strigops kakapo (*Strigops habroptila*) et les Nestoridés dont les deux espèces sont le kaka (*Nestor meridionalis*) et le kéa (*Nestor notabilis*). D'après l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), le kakapo est en danger de disparition (extinction imminente), le kaka est classé comme espèce menacée (risque d'extinction), et le kéa, bénéficie d'une situation plus favorable, avec un statut d'espèce vulnérable.

### 2. Histoire du kéa

#### 2.1. Ancêtre commun des Nestoridés

L'ancêtre commun du genre *Nestor*, dénommé « Proto-nestor », s'est probablement installé en Nouvelle-Zélande il y a vingt millions d'années, lorsque cette terre n'était encore constituée que d'une seule grande île (Diamond et Bond, 1999). Lors de la période du Pléistocène (période de glaciation), les conditions climatiques changèrent et les différences entre la Nouvelle-Zélande du Nord et du Sud devinrent extrêmes. C'est le Sud, au climat très rude, qui devint alors l'habitat du kéa.

## 2.2. Adaptabilité et flexibilité du kéa révélée au cours de son histoire

Il est probable que son adaptabilité et sa flexibilité aient permis à l'espèce de survivre, lorsque l'arrivée des premiers Européens vers la fin du XIII<sup>e</sup> siècle bouleversa son habitat (Diamond et Bond, 1999). Plus tard, le développement de l'élevage ovin, dont l'effet fût dévastateur sur la faune et la flore de Nouvelle-Zélande (principalement dû à la déforestation), tourna à l'avantage des kéas : ils commencèrent à se nourrir des carcasses de moutons, et l'on raconte qu'ils « innovèrent », en attaquant ensuite les moutons vivants, afin d'obtenir une nourriture encore plus riche, c'est-à-dire du tissu adipeux, abondant surtout au niveau des reins en sous-cutané (Huber et Gajdon, 2006). Pendant cette période, les kéas ont sans doute connu une forte croissance de leur population liée à une éventuelle expansion de leur territoire (Dusseux, 2013). Cependant, à partir des années 1870, une logique d'extermination de ces soi-disant nouveaux prédateurs a été enclenchée laquelle dura environ un siècle. On considère que 150 000 kéas ont dû être tués lors de cette période.

### **FIGURE 1 PHOTOGRAPHIE D'UN KÉA SAUVAGE EXPLORANT UN « ARTÉFACT » HUMAIN**



*Photographie : Verena Kwoka*

## 2.3. Population difficile à estimer

Avant l'arrivée des Européens, la démographie de cette espèce était peu documentée. Il est donc difficile de savoir si la population à l'heure actuelle a augmenté (malgré la campagne d'extermination) ou diminué par rapport à la période de colonisation (Dusseux, 2013). Les kéas sont très mobiles, se répartissent de manière très dispersée dans des régions éloignées et accidentées ; il est donc très difficile d'évaluer de manière précise l'état de la population actuelle. Elle est cependant estimée entre 1000 et 5000 individus (Diamond et Bond, 1999 ; Elliott et Kemp, 1999).

## **3. Écologie du kéa**

### 3.1. Habitat

Aujourd'hui, les kéas vivent dans les Alpes du Sud de Nouvelle-Zélande, à des altitudes comprises entre 700 m et 2000 m (Campbell, 1976). Ils représentent la seule espèce de perroquets à

vivre en milieu alpin. Dans cet habitat, la montagne est couverte principalement de forêts de hêtres et d'alpages (Jackson, 1962).

### 3.2. Régime et comportement alimentaires

Le kéa est un omnivore opportuniste : il mange à peu près une centaine de plantes différentes ; son régime à forte composante végétarienne, est complété par des insectes, œufs, poussins (de puffins du genre *Puffinus*), carcasses (Huber et Gajdon, 2006) et parfois des petits mammifères (Beggs et Mankelov, 2002). La manière dont le kéa se nourrit n'est pas seulement opportuniste et innovatrice : il est également reconnu comme un « destructeur » important, surtout lorsqu'il s'agit d'objets pouvant être considérés comme des « artéfacts » humains (voir figure 1). Il est également considéré comme un véritable extracteur\* (Clarke, 1970) : grâce à son bec « multifonctionnel » (voir figure 1), il incise des tiges de toute sorte pour en aspirer la sève ou le nectar, creuse dans le sol pour déterrer des racines, et retourne les pierres dans les alpages pour accéder aux larves d'insectes (Huber et Gajdon, 2006).

### 3.3. Le bec, un outil efficace, témoin du dimorphisme sexuel

De ce fait, une autre particularité du kéa par rapport aux perroquets en général, est la forme de son bec. Ce dernier s'avère très adapté à son environnement rocheux, car il lui permet de s'approvisionner au sol. Il maîtrise parfaitement cet outil, et en particulier la mandibule supérieure (appelé culmen) extrêmement courbée, pour toutes les activités de manipulation auxquelles il s'adonne.

Par ailleurs, il existe un fort dimorphisme sexuel : non seulement les mâles sont généralement plus grands (5%) que les femelles (Bond *et al.* 1991), mais ils ont également un culmen plus long en moyenne (12 à 14%) ce qui représente quasiment le seul caractère qui permette de différencier les deux sexes dans la nature. Bond *et al.* (1991) ont également montré que le dimorphisme du bec était indépendant de la taille, ce qui d'après eux suggérerait une différence intersexuelle possible dans l'utilisation de la niche écologique : les mâles aurait une autre manière d'exploiter les ressources que les femelles.

### 3.4. La « néophilie »

En hiver, lorsque la région est recouverte de neige et que la nourriture est plus difficile à trouver, les kéas descendent le long de la côte à la recherche de ressources alimentaires plus abondantes. On peut considérer que grâce à cette stratégie de flexibilité et à l'absence de prédateurs, les kéas ont quasiment perdu leur néophobie en faveur d'un comportement curieux et d'exploration (Diamond et Bond, 1999), de sorte que certains auteurs utilisent même le terme de « néophilie » (Auersperg *et al.*, 2010).

## 4. Reproduction et soin biparental

La maturité sexuelle est atteinte à trois ans pour les femelles, et à quatre - cinq ans pour les mâles. En période de reproduction, la femelle reste au nid pendant trois semaines en couvant en général deux à trois œufs, et se fait nourrir par le mâle (*allofeeding*). Les poussins nés aveugles et sans défense sont nourris au début par la mère. Après avoir quitté le nid, ceux-ci restent totalement dépendants du père, qui continue à les nourrir pendant au moins cinq ou six semaines. Dans la plupart des cas, un seul poussin survit et reste à la charge des parents (Diamond et Bond, 1999).

## 5. Développement

Par rapport à son cousin proche, le kaka, le kéra a une dépendance vis-à-vis de ses parents prolongée.

### 5.1. De l'éclosion à la sortie du nid

Après l'éclosion, le poussin reste dans le nid jusqu'à l'âge de neuf à treize semaines, nourri par les parents, sans jamais explorer le monde extérieur. Il sortira du nid une fois qu'il aura perdu toute trace de duvet et qu'il possèdera son premier plumage vert clair. Bien qu'il y ait très peu de données disponibles, il est admis qu'après la sortie du nid, le poussin reste étroitement lié et dépendant des parents pendant au moins un an, lui permettant d'acquérir son comportement d'approvisionnement et d'apprendre à se nourrir seul (Diamond et Bond 1999, 2010).

### 5.2. De la sortie du nid au premier été

En général, les kéras s'approvisionnent en grands groupes, là où la nourriture est abondante, ce qui est l'occasion pour le jeune d'apprendre à connaître son environnement social et écologique (Diamond et Bond 1999, 2010). Lorsqu'un jeune de moins d'un an s'intègre au groupe, il bénéficie du rang hiérarchique\* le plus haut, ce qui l'autorise à déplacer \* tous les membres du groupe et même, à prendre leur nourriture.

### 5.3. Juveniles (deuxième été) et subadultes (troisième et quatrième étés)

Les juvéniles parcourent de grandes distances dans des groupes peu organisés et montrent une très grande efficacité d'approvisionnement.

Au cours de son troisième puis quatrième été, le subadulte subit des changements majeurs dans sa physiologie et son statut social. Ce dernier se retrouve au bas de la hiérarchie\*, et son apparence ressemble de plus en plus à celle d'un adulte : son plumage s'assombrit, la base jaune du bec et le contour des yeux, de même couleur, s'estompent. De plus, il doit développer une nouvelle stratégie d'approvisionnement puisqu'il ne bénéficie plus du confort d'une position élevée dans la hiérarchie\* et pas encore de l'expertise de l'adulte. C'est là qu'il développe ses premiers

comportements de *scrounging* (chapardage de la nourriture) envers les membres du groupe (Diamond et Bond 1999, 2010).

## 6. Vie sociale

Par contraste avec son cousin, le kaka, ses comportements sociaux peuvent paraître extraordinairement variés par rapport aux autres espèces d'oiseaux en général, surtout lorsqu'il s'agit de jouer. Une étude récente sur le jeu social chez les oiseaux a montré que le jeu est d'autant plus complexe que les relations entre adultes et poussins sont durables (Diamond et Bond, 2010). Des comportements sociaux très complexes ont été rapportés (Diamond et Bond, 1999), ainsi qu'un répertoire vocal exceptionnellement développé (Bond et Diamond, 2005).

## 7. Capacités cognitives

Ce n'est que récemment qu'on a commencé à tester expérimentalement les compétences cognitives surtout « techniques » du kéké (Huber *et al.*, 2001 ; Gajdon *et al.*, 2004 ; Huber et Gajdon, 2006 ; Auersperg *et al.*, 2010, 2011). En effet, la curiosité et la « néophilie » caractéristiques de cet oiseau, combinées à ses compétences en matière de manipulation et d'exploration (extracteur\*) font de cette espèce un candidat idéal pour expérimenter la cognition sociale et physique chez l'animal.

## 8. Conséquences pour la vie en captivité

Pour le kéké en captivité, de nombreux aspects diffèrent de la vie en conditions naturelles tels que l'environnement, le comportement, la vie sociale et le développement. Ces différences sont surtout dues à la présence de l'homme en soi, ainsi qu'au fait que c'est ce dernier qui gère en partie son temps (nourrissages quotidiens en nombre limité, par exemple). Il est primordial de prendre en compte les besoins comportementaux de cette espèce extrêmement curieuse, qui a besoin de manipuler en permanence les objets qui l'entourent, étant donné que la richesse de son environnement est drastiquement amoindrie par rapport aux conditions sauvages. Pour améliorer cette situation, on peut par exemple veiller à introduire régulièrement de nouveaux enrichissements de toute sorte.

### 8.1. Le problème de l'agressivité des femelles en période de reproduction

Il a été estimé que dans la nature, un couple reproducteur de kékés occupe environ 4 km<sup>2</sup>, et que la femelle n'interagit plus avec aucun individu, excepté son partenaire. On comprend donc le stress extrême que la captivité peut causer à une femelle en reproduction, qui peut alors devenir très agressive ou adopter différents comportements de stéréotypie - indicateur de stress prolongé- aux conséquences parfois dramatiques, allant parfois jusqu'à la mort (Orr-Walker *et al.*, 2013).

### 8.2. La station d'Haidlhof en Autriche : un exemple de gestion en bien-être animal

Pour garantir le bien-être des animaux, les animaliers et étudiants de la station sont chargés d'enrichir régulièrement la volière avec de nouveaux objets pour les seize kékés (neuf mâles et sept

femelles). Ainsi, les kéas ont à leur disposition en permanence une grande variété de substrats tels qu'un nombre important de perchoirs à base de troncs et de branches d'arbres, de la végétation (fraîche et sèche), des sapins de Nordmann récupérés après la période de Noël et fixés à des planches, de grands pots contenant des racines et des plantes leur offrant la possibilité de creuser (voir figures 2 et 3), des bassins remplis d'eau. Leur caractère d'extracteur\* est également pris en compte : de nombreux objets, renouvelés sans cesse, leur permettant de les explorer, c'est-à-dire, manipuler, démonter, combiner à souhait sont mis à leur disposition, comme des boîtes en carton remplies de feuilles mortes, des coques de noix de coco contenant des trous, des blocs de glace contenant des fruits, des objets de couleur et de formes variées, etc.

**FIGURE 2 PHOTOGRAPHIE DU "FORUM"  
(en « HO », voir Figure 4)**



(photographie : C.Goursot).

*On remarque ici la présence de sapins et branches, ainsi que d'une hutte en arrière plan le reste étant caché par la neige.*

**FIGURE 3 PHOTOGRAPHIE DE FROWIN CREUSANT LA NEIGE  
(en « AE », voir Figure 4)**

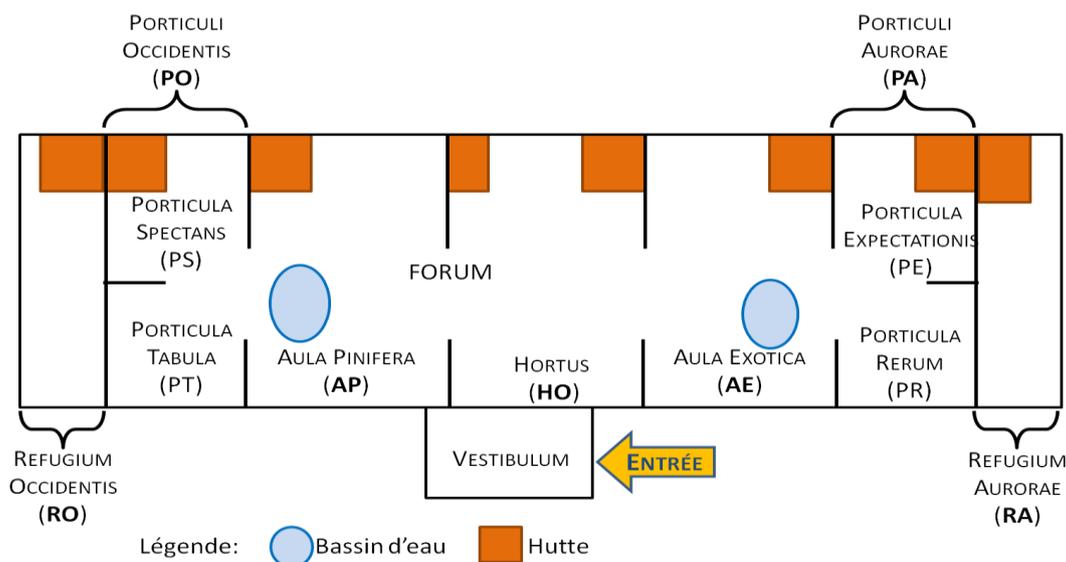


(photographie : C.Goursot).

*On remarque que le climat autrichien, adapté à cette espèce, ressemble au climat alpin néo-zélandais. Notons la présence d'une autre hutte à l'arrière plan.*

Constituée au départ d'un groupe principalement de mâles, la population des kéas fut agrandie en 2007, en introduisant sept poussins femelles dans la volière de l'époque, alors beaucoup plus petite (150 m<sup>2</sup>) que l'actuelle (520 m<sup>2</sup>). Quelque temps après leur emménagement dans la nouvelle volière d'Haidlhof en 2010, des femelles ont commencé à exprimer des comportements de reproduction. Pour éviter des conflits prévisibles, la nouvelle volière permet donc de séparer les couples reproducteurs pendant la saison de reproduction, grâce à une technique appelée « construction interactive » par le Dr. Gyula Gajdon (Orr-Walker *et al.*, 2013) : un nouvel aménagement est présentée aux oiseaux, et leurs réactions à celui-ci sont notées. Si cela convient à l'oiseau, on conserve son utilisation, sinon on l'abandonne. De même, dès qu'une femelle ou un couple choisit un endroit pour nicher (comportements territoriaux accompagnés parfois de *nest display*), cet emplacement leur est attribué, en le séparant des autres compartiments (communs au groupe) pendant toute la saison de reproduction, avant même que les comportements agressifs ne s'expriment. La volière contient d'ailleurs huit huttes, construites spécialement par Gyula Gajdon, qui contiennent chacune un nichoir également construit sur mesure pour les kéas. Étant donné que le groupe contient sept femelles, les huttes sont en excès, ce qui leur permet un plus grand choix d'emplacements au moment de se reproduire.

**FIGURE 4 SCHEMA DU PLAN DE LA VOLIERE (43 M DE LONGUEUR)**



Ainsi, en février 2013, deux femelles, Coco et Plume, sont entrées en période de reproduction et sont devenues territoriales, respectivement en PS et RA (voir figure 4). Il a été facile de les isoler rapidement avec leur partenaire respectif Kermit et Pick, à partir de mars 2013 dans les compartiments choisis. Une autre femelle, Willy, est également devenue territoriale en « PE » (février 2013), mais n'ayant pas eu de partenaire clair, elle n'a pas été séparée du reste du groupe, et a retrouvé son comportement normal après 2 mois, au printemps 2013.

Le cas d'un autre couple mérite d'être mentionné : depuis début 2012, Linus et Hope sont dans leur propre compartiment (en « RO »), séparés des autres kéas, car à chaque tentative de

« resocialisation » avec le groupe, la femelle Hope exprime une telle agressivité envers le groupe, qu'il a été préférable de maintenir le couple isolé, même hors période de reproduction. Pour l'instant, l'équipe n'a toujours pas trouvé la solution pour réintroduire ce couple dans le groupe. En 2013, toutes les femelles séparées (Hope, Coco et Plume) ont pondu un voire plusieurs œufs. Seul le poussin (Papu) de Plume et Pick a éclos et survécu. La volière compte à présent 17 individus.

Les méthodes à Haidlhof s'avèrent globalement efficaces pour gérer le bien-être des femelles en période de reproduction, mais il faut garder à l'esprit que même si l'on estime que le bien-être des oiseaux dans ce cas est préservé, l'entrée en période de reproduction n'est pas optimal pour effectuer des expériences, et même démotive les oiseaux concernés pour y participer (voir deuxième partie, paragraphes 3 et 4).

## 9. Intérêt d'étudier la coopération chez cette espèce

Pour rendre compte d'une certaine coopération, ou au moins, d'une certaine capacité des individus d'un groupe à se coordonner pour s'approvisionner, quelques études sur la "coopération" chez les kéas ont déjà été réalisées, notamment celle de Tebbich *et al.* (1996) où les auteurs ont utilisé un dispositif de balancier.

Dans cette expérience, un individu peut, en se positionnant d'un côté du balancier, ouvrir de l'autre côté du balancier le couvercle d'une boîte contenant la récompense. Mais dès que l'oiseau quitte sa position, le couvercle de la boîte se referme. Ainsi, l'oiseau ne peut effectuer l'exercice seul : il a besoin d'un partenaire. On pourrait imaginer un résultat qui refléterait le concept de l'altruisme réciproque de Trivers (1971), c'est-à-dire, les individus s'entraident à tour de rôle ; ou encore, on aurait pu espérer observer tout simplement un partage de nourriture. Or, il en a été tout autrement. Au lieu d'observer des interactions successives où les deux partenaires obtiennent chacun un bénéfice, les auteurs ont décrit que le dominant\* de la dyade manipulait son subordonné\*, en l'obligeant à rester sur la balance et ce, de manière agressive. Ils ont qualifié ce phénomène de coercition\*. Ainsi, le « manipulateur social » était le seul qui obtenait la récompense. Pour Noë (2006), ceci est un bel exemple de harcèlement\* par l'acteur envers son subordonné\*, qui obtient un bénéfice direct de cet acte.

Cette expérience n'aborde donc pas chez cette espèce la question de l'existence ou non de phénomène de coopération, tel qu'on l'a défini (Noë, 2006). C'est pourquoi la plupart de ces auteurs ont évoqué la nécessité d'effectuer des études plus approfondies afin de tester de nouveaux paradigmes s'intéressant au phénomène de coopération, telle que la théorie du marché biologique (Huber *et al.*, 2008)

Pour conclure ce chapitre, nous pouvons dire que cette résistance à toute épreuve, exprimée par le fait à la fois d'être extracteur\*, de vivre au sein d'un système social complexe, de présenter une flexibilité comportementale extrême, d'avoir un développement prolongé, finalement similaire aux grands singes, sont des pré-requis idéaux pour étudier la cognition sociale et physique chez ces animaux.

# DEUXIÈME PARTIE

## I. INTRODUCTION

L'idée de la théorie du marché biologique est que l'offre et la demande vont déterminer le choix du partenaire lors d'un acte de coopération (Noë et Hammerstein, 1994).

Le but de cette étude expérimentale est de se focaliser sur le mécanisme de choix du partenaire : on veut comparer les résultats obtenus à l'issue d'une situation dyadique où deux kées peuvent travailler ensemble pour obtenir une récompense commune avec une situation où trois kées (triade) seront testés en même temps. Dans cette situation triadique, un des sujets aura le monopole (le monopoliste), il privilégiera donc du fait de pouvoir choisir entre deux partenaires connus, pour travailler avec l'un des deux afin d'obtenir la récompense commune. En comparant les résultats obtenus lors des deux situations (dyadique et triadique), il sera donc possible de savoir si le kée aura été capable de profiter de sa position de monopole.

La tâche coopérative que nous avons utilisée est un exercice simple où chaque individu est placé dans un compartiment dans lequel est située l'extrémité d'une ficelle. Cette ficelle est reliée à une plateforme mobile visible depuis le compartiment, sur laquelle on dispose des récompenses. Les deux ficelles des deux compartiments étant reliées à la même plateforme, chaque individu participe au travail total nécessaire pour faire avancer la plateforme qui, si tirée jusqu'à un certain point, se bloque et permet aux deux oiseaux de manger la récompense (qui est commune). Les oiseaux tirent chacun un certain poids qui peut être adapté soit de manière individuelle à leur force propre, soit en fonction des forces combinées de la dyade.

L'hypothèse que nous voulons tester est la suivante : en situation triadique, le monopoliste va faire en sorte d'obtenir des coûts moindres (c'est-à-dire moins de force investie) et/ou davantage de bénéfices (plus de nourriture obtenue), comparés à ceux des situations dyadiques testées avec les mêmes partenaires.

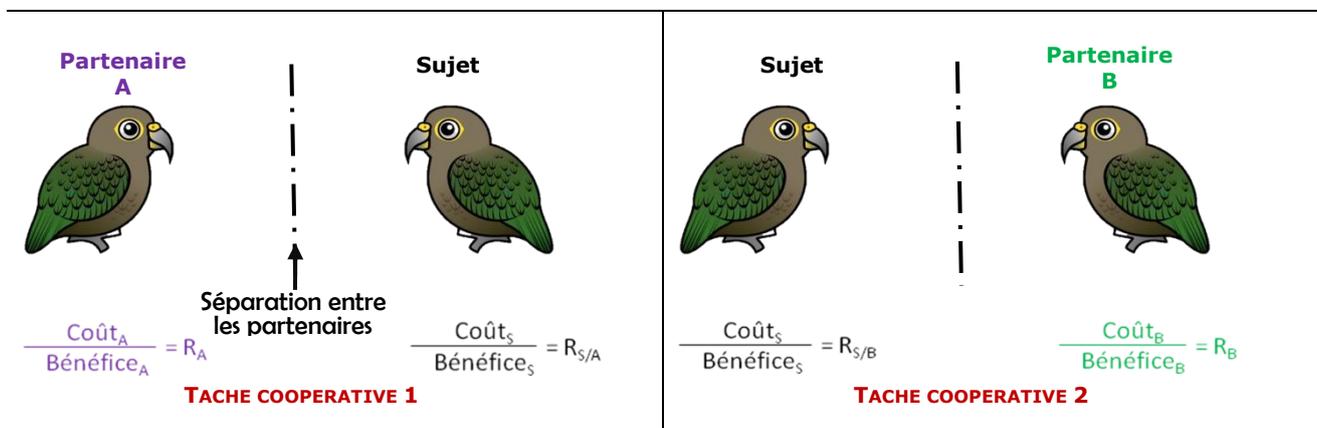
L'étape finale sera donc de comparer les résultats de la tâche coopérative en situation dyadique avec ceux en situation triadique. Mais qu'entend-t-on exactement lorsqu'on parle de « résultats » de la tâche coopérative? En fait, pour chaque individu, on veut mesurer ses coûts\* investis et ses bénéfices\* reçus à l'issue de cette tâche coopérative. On définit un coût investi comme un comportement qui, effectué de manière isolée, devrait diminuer sa *fitness\**; et un bénéfice reçu comme un comportement qui, effectué de manière isolée, devrait augmenter sa *fitness\**.

Les coûts seront, à l'aide de l'appareil utilisé, représentés par l'investissement en matière de force physique de l'individu. Les bénéfices seront représentés par la quantité de récompense obtenue. Pour connaître la force investie, on contrôle le poids tiré par chaque individu. En effet, comme on l'expliquera dans le paragraphe II.2.1., chaque individu tire sur une ficelle et peut ainsi déplacer un plateau contenant la récompense commune qui pourra être partagée. Les deux individus peuvent déplacer ce plateau de manière synchronisée (effort commun), ou pas (effort individuel).

Ainsi, à l'issue de chaque tâche coopérative, il est possible de connaître les ratios individuels Effort/Récompense et d'en déduire les ratios Coût/Bénéfice, dans chaque situation.

Revenons au paradigme que nous voulons tester avec un sujet fixe et deux partenaires A et B. Avant de tester la situation triadique (partenaire A-sujet fixe-partenaire B) où le sujet pourra choisir entre les deux partenaires, on va d'abord tester deux situations dyadiques différentes: sujet-partenaire A puis sujet-partenaire B. On part du principe qu'au bout d'un certain temps, on obtient un résultat stable pour chaque dyade : à chaque test, les deux partenaires partageront de la même manière les forces et la récompense, ce qui se traduira par une stabilité du ratio Effort/Récompense de chaque dyade. Ainsi, notre sujet fixe est d'abord testé avec un partenaire A jusqu'à obtenir un ratio Effort/Récompense stable pour chaque individu. Ensuite, notre sujet fixe est testé avec un autre partenaire B jusqu'à obtenir de nouveau un ratio stable (voir figure 5).

**FIGURE 5 ILLUSTRATION DES SITUATIONS DYADIQUES**



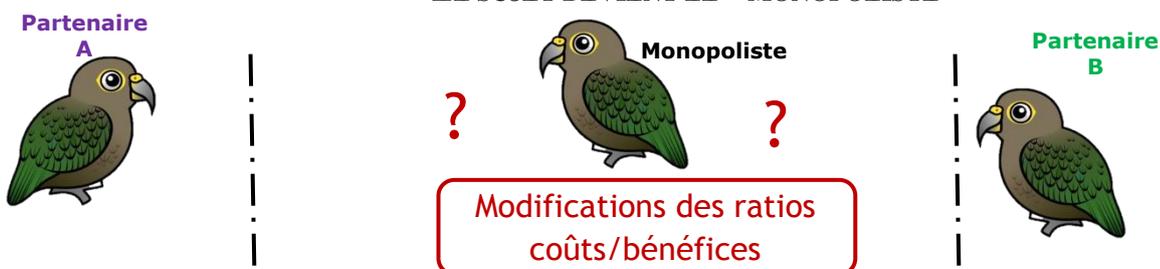
$R_A$  (respectivement  $R_B$ )= Rapport des coûts/bénéfices obtenu pour A (respectivement B),

$R_{S/A}$  (respectivement  $R_{S/B}$ )= Rapport des coûts/bénéfices obtenu pour le sujet lorsqu'il coopère avec A (respectivement avec B)

Enfin, en se plaçant en condition triadique (voir figure 6), nous plaçons le sujet en position de monopoliste : il se trouve donc en situation de choisir entre le partenaire A et le partenaire B, qui entrent alors en concurrence. La théorie du marché biologique nous prédit une modification des ratios Coût/Bénéfice en faveur du monopoliste par rapport à ceux observés en situation dyadique. En effet, la situation triadique devrait lui permettre de diminuer ses coûts, et/ou d'augmenter ses bénéfices. Dans tous les cas, on s'attend à observer une diminution du ratio Effort/Récompense du monopoliste.

**FIGURE 6 ILLUSTRATION DE LA SITUATION TRIADIQUE.**

**LE SUJET DEVIENT LE « MONOPOLISTE »**



Notre travail expérimental a été effectué de Janvier à Mai 2013. Il a consisté tout d'abord à adapter l'appareil à la volière pour que les kéas puissent l'utiliser de manière optimale, entraîner chaque animal avec cet appareil afin d'obtenir des données individuelles et réfléchir à des combinaisons de dyades et triades possibles en fonction des données sociales du groupe. Une partie majeure de notre travail a été de mettre en place une méthode fiable de mesure des forces devant être, en théorie, comparables entre les situations dyadique et triadique. Une fois cette méthode mise en place, nous avons pu tester les premières dyades. La mise au point des conditions expérimentales s'est avérée plus laborieuse que prévu, et la période d'expérimentation de cet exercice de coopération a coïncidé avec la période de reproduction, ce qui a fortement perturbé notre programme prévisionnel. Nous avons certes réussi à tester les premières dyades dont nous rapporterons les résultats, cependant, ils n'ont pas été assez concluants pour entamer une série d'expériences en triade.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Sujets

Seize kéas, neuf mâles (Anu [An], Frowin [Fr], John [Jo], Kermit [Ke], Linus [Li], Paul [Pa], Pick [Pi], Roku [Ro], Tammy [Ta]) et sept femelles (Coco [Co], Elvira [El], Hope [Ho], Lilly [Ly], Plume [Pl], Sunny [Sy], Willy [Wy]) ont participé à l'étude. Ils sont logés dans une vaste volière extérieure de 520 m<sup>2</sup> à la station de recherche d'Haidlhof (Bad Vöslau, Autriche) et ce depuis août 2010. La volière contient six compartiments dont deux sont réservés aux couples en reproduction. À l'exception de ces derniers qui ont quotidiennement accès au groupe, les oiseaux vivent tous en groupe dans les compartiments restant, et peuvent être séparés de manière flexible grâce à des portes grillagées coulissantes (voir figures 2 et 4).

En outre, le compartiment expérimental (« PA », voir figure 4) que nous avons utilisé (7 x 10 m) peut être séparé visuellement du reste de la volière par des murs coulissants opaques, et lui-même subdivisé en deux compartiments (« PR » et « PE », voir figure 4) grâce à une porte coulissante grillagée. Douze oiseaux ont été élevés à la main, quatre ont été élevés par leurs parents (les détails sont indiqués dans l'annexe 1). Il y a trois nourrissages par jour qui sont composés d'un mélange de fruits, légumes, graines et protéines animales (œufs, fromage blanc ou viande hachée). L'eau est offerte *ad libitum*. L'expérimentation est strictement non invasive et basée uniquement sur des tests comportementaux ; elle est en accord avec le guide des bonnes pratiques scientifiques et la législation nationale autrichienne. Due à des statuts de reproduction variables et à des problèmes de motivation de certains kéas, des individus ont arrêté de participer à différents tests, de ce fait, la taille de l'échantillon varie selon les tests, comme nous le détaillerons plus loin.

## 2. Présentation de l'appareil :

### 2.1. Le complexe plateforme métallique – boîte en bois

Nous avons à disposition deux plateformes métalliques contenant un plateau mobile conçues par Ronald Noë et construites par des techniciens de l'IPHC (CNRS de Strasbourg, UMR 7178) pour des expériences de coopération dyadiques chez les corbeaux freux (Scheid *et al.*, 2008).

La récompense est placée sur le plateau mobile (voir figure 7). Celui-ci, visible à travers une vitre en Plexiglas®, se bloque dès qu'il est tiré assez loin (18 cm), c'est-à-dire dès que le rivet s'est enclenché (on le remarque aussi au bruit du « click » correspondant voir figure 7B) ; à ce moment-là, les deux individus peuvent atteindre la récompense. Si le plateau n'est pas tiré jusqu'au rivet (longueur tirée  $l < 18$  cm), alors sous l'effet de son poids, il se retrouve en position initiale (derrière la vitre en Plexiglas), et la récompense est à nouveau hors de portée des participants. Chaque oiseau peut tirer sur un anneau, lui-même relié à un système de ficelles, elles-mêmes reliées au plateau. Sur chaque anneau sont attachées deux ficelles (voir figure 7A), l'une dite « commune » directement liée au plateau auquel on y suspend un certain poids suffisant pour le faire retourner en position initiale si le rivet n'est pas atteint (en bleu), l'autre dite « individuelle » séparée du plateau à laquelle on peut accrocher un poids qui peut donc être adapté individuellement (en orange).

**FIGURE 7 FONCTIONNEMENT DE LA PLATEFORME**  
FIGURE 7A : VUE DE DESSUS DE L'ENSEMBLE DE LA PLATEFORME

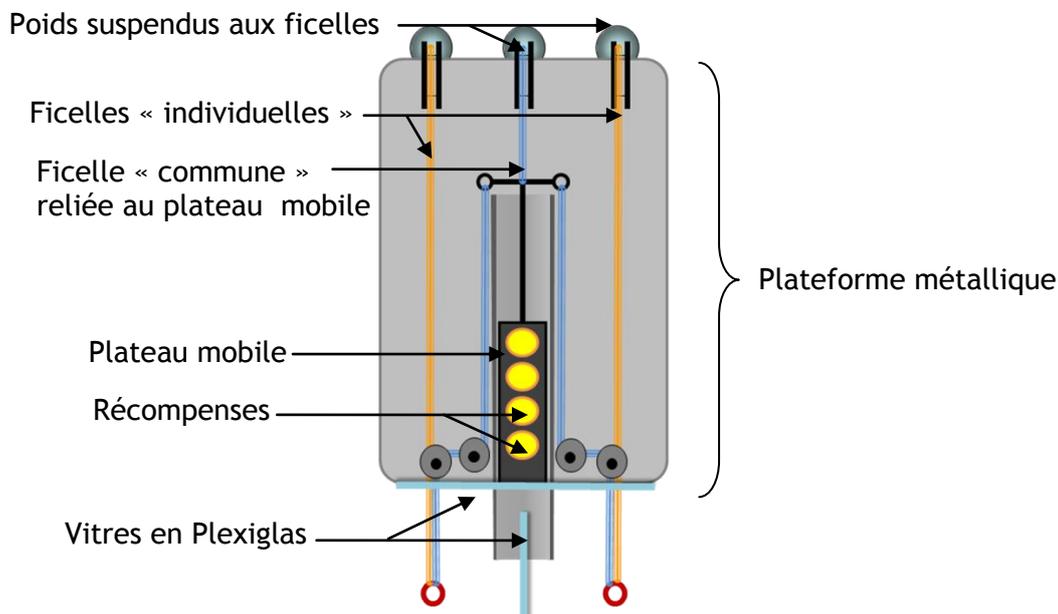
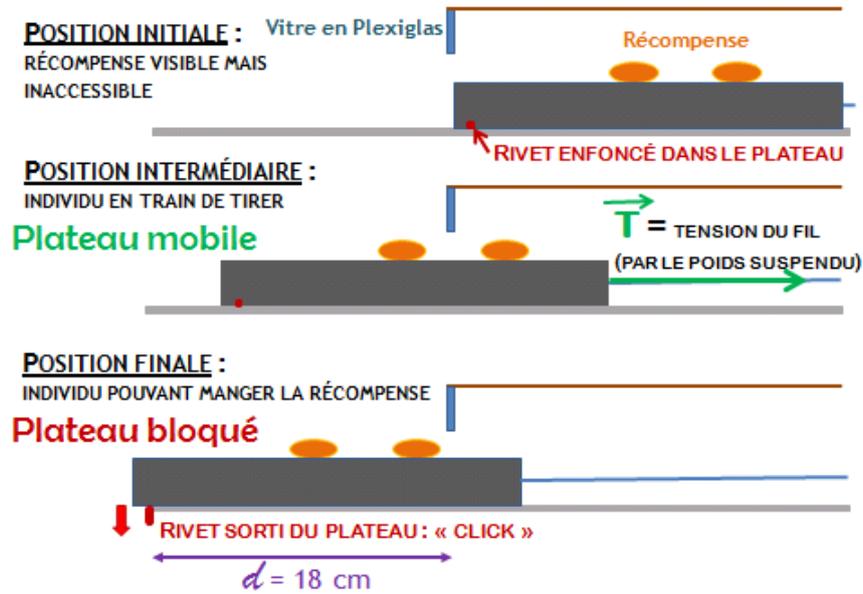


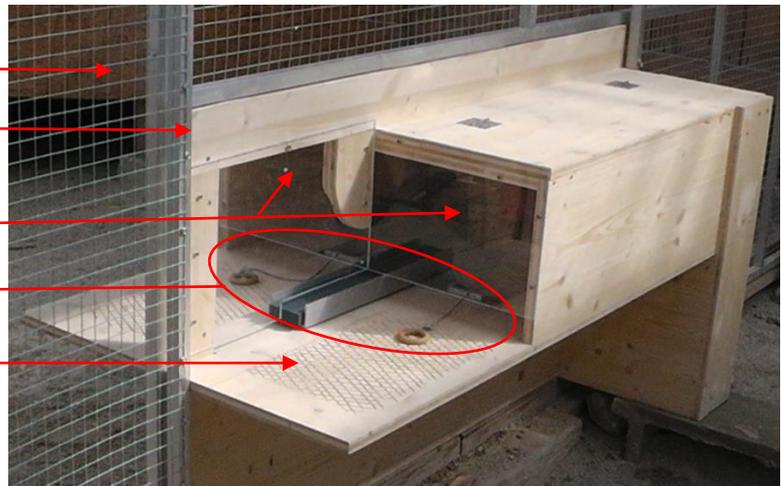
FIGURE 7B : VUE TRANSVERSALE AU NIVEAU DU PLATEAU MOBILE



Chaque plateforme a été insérée dans une boîte en bois (80 x 150 cm) qui a été construite par Gyula Gajdon et adaptée aux oiseaux afin que les deux kés puissent se tenir sur le « plancher » de la boîte pour tirer leur anneau en bois respectif, alors qu'ils sont séparés par une vitre en Plexiglas® (voir figure 8). La boîte en bois est donc symétrique et peut être ouverte au-dessus, au niveau de son couvercle par l'expérimentateur pour qu'il puisse manipuler la plateforme entre les essais.

FIGURE 8 PHOTOGRAPHIE DU DISPOSITIF

- Grillage de séparation ajusté à la taille de la boîte en bois
- Boîte en bois
- Vitres en Plexiglas
- Partie « émergée » de la plateforme
- Plancher de la boîte



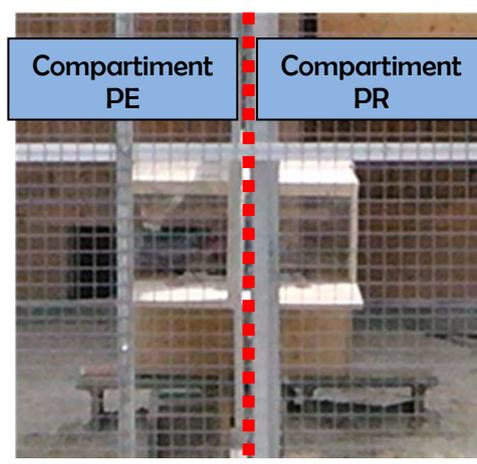
Un système de volets est utilisé pour masquer les vitres de Plexiglas et empêcher l'accès au « plancher » de la boîte par les oiseaux entre les essais (voir Figure 9).

**FIGURE 9 PHOTOGRAPHIE DU SYSTÈME DE VOILETS**



Enfin, nous avons réajusté la hauteur de la grille coulissante qui divise le compartiment expérimental en deux sections égales pour que l'appareil s'insère exactement dans l'espace spécifique créé et soit situé exactement au milieu du compartiment (voir figure 10).

**FIGURE 10 PHOTOGRAPHIE DE LA SÉPARATION DE LA BOITE PAR LE GRILLAGE**



## 2.2. Poids

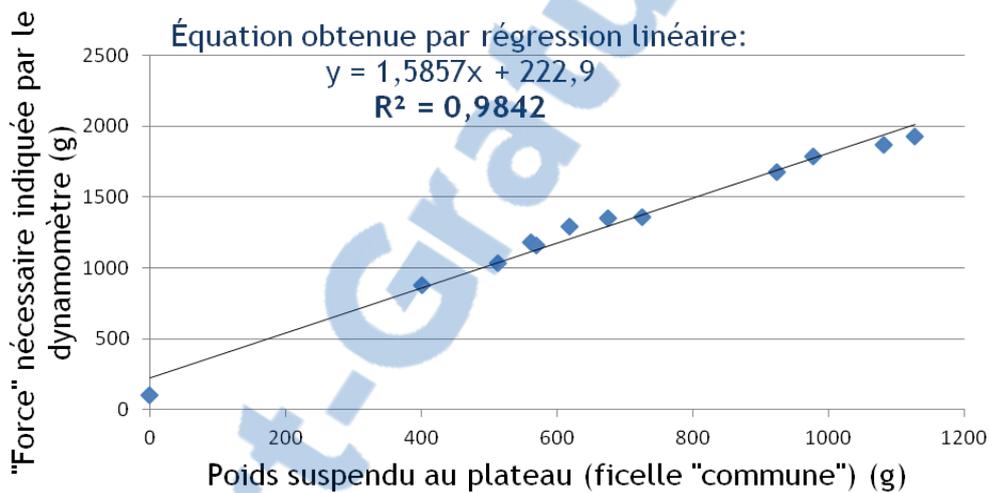
Les poids utilisés pour les expériences sont vingt-quatre boules de fer de 109 grammes en moyenne (écart-type de 5 g), que nous avons percées transversalement dans le but d'y insérer un fil en métal servant d'attache à la ficelle. En outre, nous avons utilisé six pièces supplémentaires en métal de 48 grammes en moyenne (écart-type de 1 g) uniquement pour la phase d'entraînement individuel afin d'augmenter la précision lors des mesures de force maximale individuelle.

## 2.3. Évaluation de l'appareil

Nous avons testé préliminairement l'appareil, avec des poids différents, afin de connaître la force nécessaire pour tirer le plateau mais aussi pour tester d'autres caractéristiques telles que la manière de tirer (inclinaisons diverses), les forces de frottement du plateau... Le protocole est le suivant : l'expérimentateur tire l'anneau à l'aide d'un dynamomètre (calibré de 0 à 2500 g) jusqu'au rivet (plateau en position bloquée). Ainsi, on obtient la mesure de la « force » nécessaire en grammes. Pour l'obtenir en Newton (N), il suffit de multiplier par le champ de pesanteur  $g = 9,81 \text{ m/s}^2$ .

L'expérimentateur répète cette action avec 10 poids différents, chacun mesuré vingt fois de chaque côté de l'appareil : dix fois à gauche et dix fois à droite. Deux angles d'inclinaison « extrêmes » de la ficelle ont été utilisés, parallèle au plancher (0°) et oblique (45°), ce qui double le nombre de mesure. Une régression linéaire avec un coefficient de corrélation important ( $R^2 = 0,9842$ ) nous permet d'obtenir une relation fiable sur la valeur de la « force » mesurée au dynamomètre en fonction du poids tiré. Pour ce calcul, nous avons réalisé les moyennes des valeurs obtenues avec les deux angles afin de rendre compte d'un angle moyen de  $45/2 = 22,5^\circ$ , que l'on considère comme représentatif de la manière dont tirent les kéas (voir figure 11). Nous avons également pu vérifier que l'appareil est bien symétrique en comparant les valeurs obtenues à droite et à gauche de l'appareil.

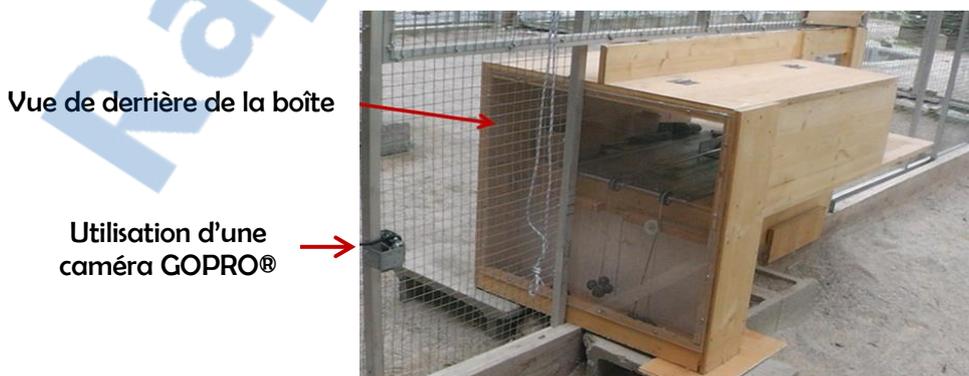
**FIGURE 11 "FORCE" NÉCESSAIRE POUR BLOQUER LE PLATEAU MOBILE EN FONCTION DU POIDS SUSPENDU**



#### 2.4. Poids et ficelles filmés

Nous avons placé une autre vitre en Plexiglas à l'arrière de la boîte en bois, de telle sorte que l'on puisse voir le déplacement des ficelles graduées et des poids suspendus lorsque les kéas manipulent l'appareil (voir Figures 12 et 15). En utilisant une caméra GOPRO®, nous filmons les poids à chaque session pour connaître la force relative utilisée par chaque kéa.

**FIGURE 12 PHOTOGRAPHIE - VUE DE DERRIÈRE DE LA BOÎTE EN BOIS**



### **3. Méthodes de mesure des forces investies lors de coopération dyadique**

Nous rappelons que l'objectif de l'étude est de comparer le partage des forces (et de la récompense) entre situations dyadique et triadique, même si nous n'avons pas testé de triades. Il faut donc utiliser une même méthode standardisée de mesure que ce soit pour les dyades, ou pour les triades. Nous avons donc trouvé et mis au point deux méthodes possibles. Chacune présente des avantages et des inconvénients, et chacune nécessite une certaine manière d'équilibrer les poids que nous allons décrire ci-après.

#### 3.1. Présentation de la méthode 1

##### 3.1.1. Évaluation qualitative du partage des forces utilisées

Nous avons testé deux dyades avec une première méthode permettant d'avoir un aperçu du partage des forces relatives (voir figure 13 ci-après). Nous avons relié les deux ficelles individuelles de telle sorte qu'elles forment un collier sur lequel on suspend un poids commun supplémentaire, les individus étant libres de choisir la force avec laquelle ils tirent. Étant donné que l'on supprime la composante « individuelle » du système, cette méthode ne nous permet pas de connaître exactement la force que chaque individu utilise, mais seulement qui tire le plus au moment de l'exercice.

##### 3.1.2. Équilibration de la répartition des forces lors de l'exercice

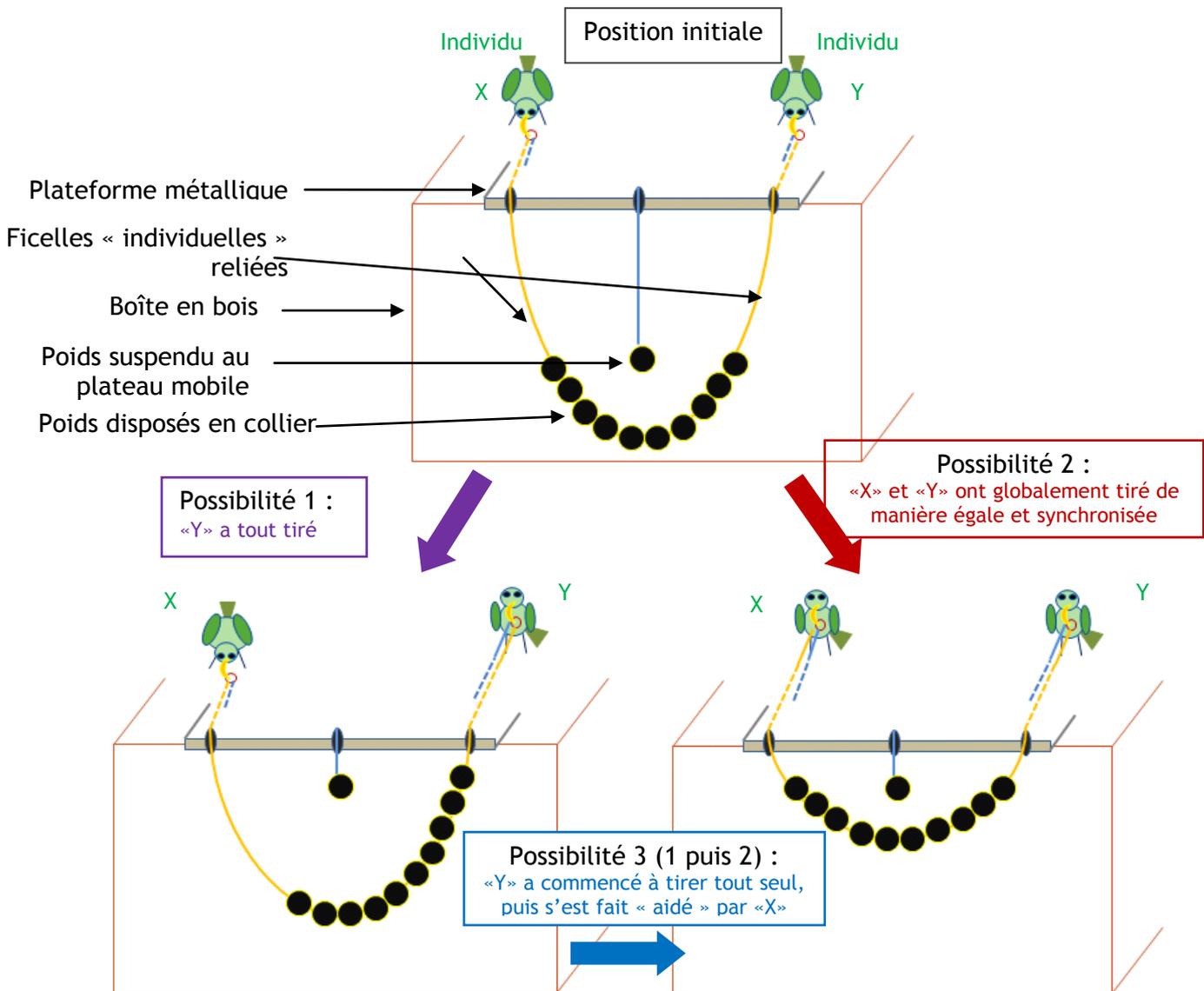
###### Ficelle « commune »

Le poids que nous avons suspendu au plateau mobile est le nombre de boules en fer minimal pour que le plateau recule s'il n'est pas en position bloquée (en pratique, deux boules en fer sont suffisantes).

###### Ficelles « individuelles » (reliées en collier)

Pour les dyades mâles ou mixtes, nous y avons accroché 10 boules de fer. Pour les dyades femelles, 5 boules de fer. On s'est basé sur les données des poids maximaux tirés (voir paragraphe III.1.) pour que la difficulté relative à chaque individu soit similaire quelle que soit la dyade impliquée.

**FIGURE 13 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE 1**



### 3.1.3. Avantages et inconvénients de la méthode 1

L'avantage de cette méthode est que l'individu qui tire sent rapidement l'aide de son partenaire qui lui retire un certain poids. Une hypothèse serait alors qu'il s'opère une augmentation de l'efficacité de la dyade. L'inconvénient de cette méthode est que l'on ne sait pas quantifier la force utilisée par chaque individu car le poids soulevé par un individu varie lors de l'exercice (c'est la « possibilité 3 » représentée sur la figure 13). De plus cette méthode reste risquée, car il faudrait que la différence entre les mesures des situations dyadique et triadique soit importante pour être observable, voire que la tendance s'inverse. Or, étant donné les résultats des forces maximales individuelles (voir III.1.), nous avons remarqué des différences marquées entre les mâles et les femelles, et comme certaines dyades sont mixtes, ceci augmente le risque d'être dans l'incapacité de

mesurer des différences entre les deux situations. Nous avons donc décidé d'élaborer une seconde méthode plus fiable dans la mesure des forces individuelles.

### 3.2. Présentation méthode 2

#### 3.2.1. Évaluation qualitative du partage des forces utilisées

Nous avons estimé deux grandeurs physiques pertinentes qui donnent une relation entre l'énergie, la distance et le temps : le Travail (W) et la Puissance (P) des forces appliquées. Deux équations rendent compte de ces deux grandeurs :

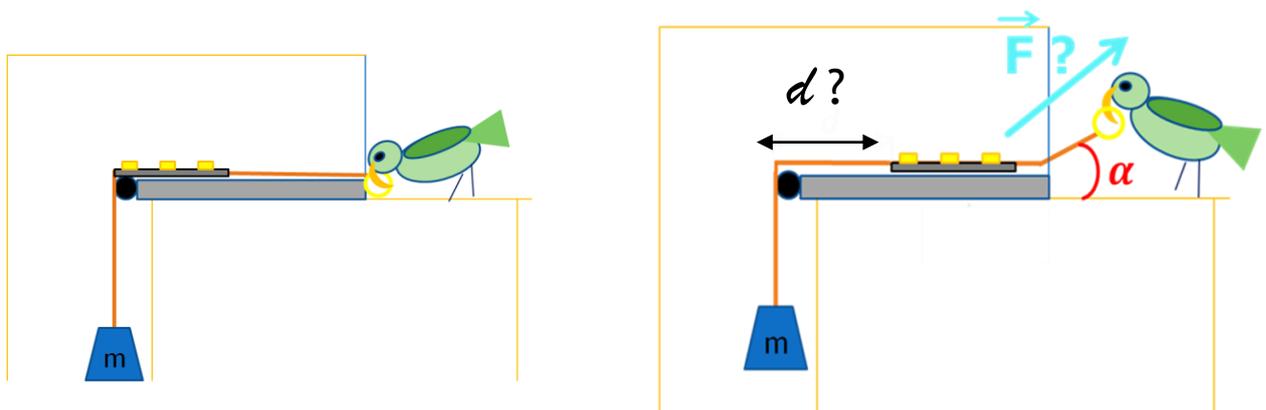
#### ÉQUATION 1 FORMULES DU TRAVAIL ET DE LA PUISSANCE D'UNE FORCE

**W (en J) = Force (en N) x Distance tirée (en m) x Angle par rapport au sol**

**P (en W) = Travail de la force (en J) / Durée du travail (en s)**

*(J= Joule, N= Newton, m= mètre, W= Watt, s= seconde)*

FIGURE 14 SCHÉMA EXPLICATIF DES GRANDEURS PHYSIQUES UTILISÉES



$m$  connue  $\Rightarrow$   $F$  connue (voir figure 11) /  $\alpha$  estimé à  $22,5^\circ$  /  $d$  **inconnue**

Si l'oiseau réussit du premier coup :  $d = 18$  cm

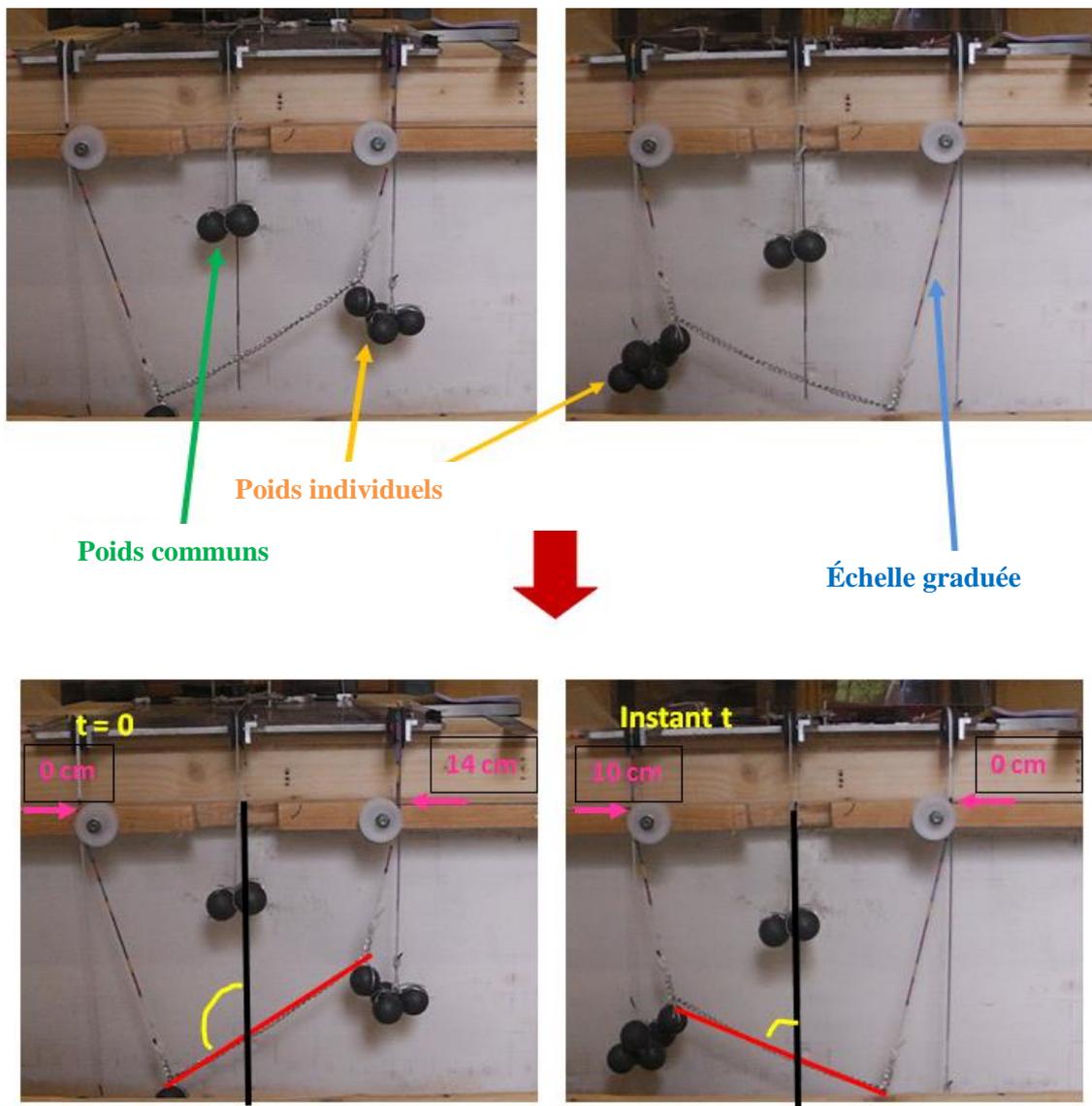
S'il a besoin de plusieurs coups pour réussir :  $\sum d_i > 18$  cm

**Travail total investi :  $\sum W_i (F) = F \times \cos(\alpha) \times \sum d_i$**

On rappelle que l'on connaît la force nécessaire (la masse  $m$  étant connue) et l'angle  $\alpha$  d'après la régression linéaire présentée ci-dessus (figure 14), il suffit donc de mesurer la distance totale tirée. Pour cela, nous avons utilisé une échelle graduée (tous les 2 cm) à l'aide d'un code couleur (voir figure 15) sur les ficelles individuelles. L'énergie créée par une force appliquée sur une certaine distance avec un certain angle est appelée travail. Nous avons décidé de calculer le

travail total effectué par les kéas pour tirer un poids connu en mesurant la distance totale tirée. En effet, surtout avec un poids très lourd (voir III.2.), ils ne réussissent pas toujours à bloquer le plateau mobile du premier coup, donc ils tirent une distance totale supérieure à 18 cm, c'est-à-dire plusieurs (n) fois ( $d_1 + d_2 + \dots + d_n > 18$  cm, si  $n=1$  alors  $d=18$  cm). Ainsi, en mesurant à l'aide d'une échelle graduée toutes les distances tirées à chaque « coup », on peut facilement additionner ces mesures et ensuite calculer la quantité de travail total investi jusqu'à ce que le plateau soit bloqué.

**FIGURE 15 PHOTOGRAPHIE DE LA BOITE VUE DE DERRIÈRE. MÉTHODE 2 POUR LA MESURE DU TRAVAIL**



Enfin, en mesurant le temps total pendant lequel les kéas restent en position de traction, on peut, en théorie, calculer facilement la puissance totale investie lors de l'exercice en divisant le travail total par le temps total. En pratique, du fait de notre faible nombre de résultats, nous n'avons pas jugé nécessaire de réaliser ces calculs.

Afin de garder un aperçu direct et sans calcul de la répartition des forces, nous utilisons comme indicateur de cette répartition une chaîne maintenue en position horizontale à l'aide de deux boules de fer, liée aux ficelles « individuelles » (comme pour la méthode 1).

### 3.2.2. Équilibration de la répartition des forces lors de l'exercice

Avec cette méthode, on a de nouveau séparé les composantes « commune » et « individuelle » de la force utilisée par chaque kèa lors de l'exercice. Nous rappelons que lors de cet exercice de coopération, le kèa doit sentir l'aide de son partenaire lorsque les deux individus tirent simultanément, c'est-à-dire chaque kèa doit sentir que son coût individuel investi diminue lorsque son partenaire l'aide.

#### Première session :

Nous avons décidé d'entraîner les dyades en les faisant travailler progressivement avec des poids de plus en plus lourds. Ainsi, lors de la première session appelée « phase d'habituatation », nous avons fait en sorte que :

- 1) le poids total tiré par un individu (poids individuel + poids commun) corresponde aux 2/3 du poids maximal qu'il puisse tirer à titre individuel ;
- 2) le poids suspendu à la ficelle « commune » soit minimal pour faire reculer le plateau s'il n'est pas en position bloquée et identique pour toutes les dyades, soit 2 boules de fer.

#### Autres sessions (2, 3 et 4) :

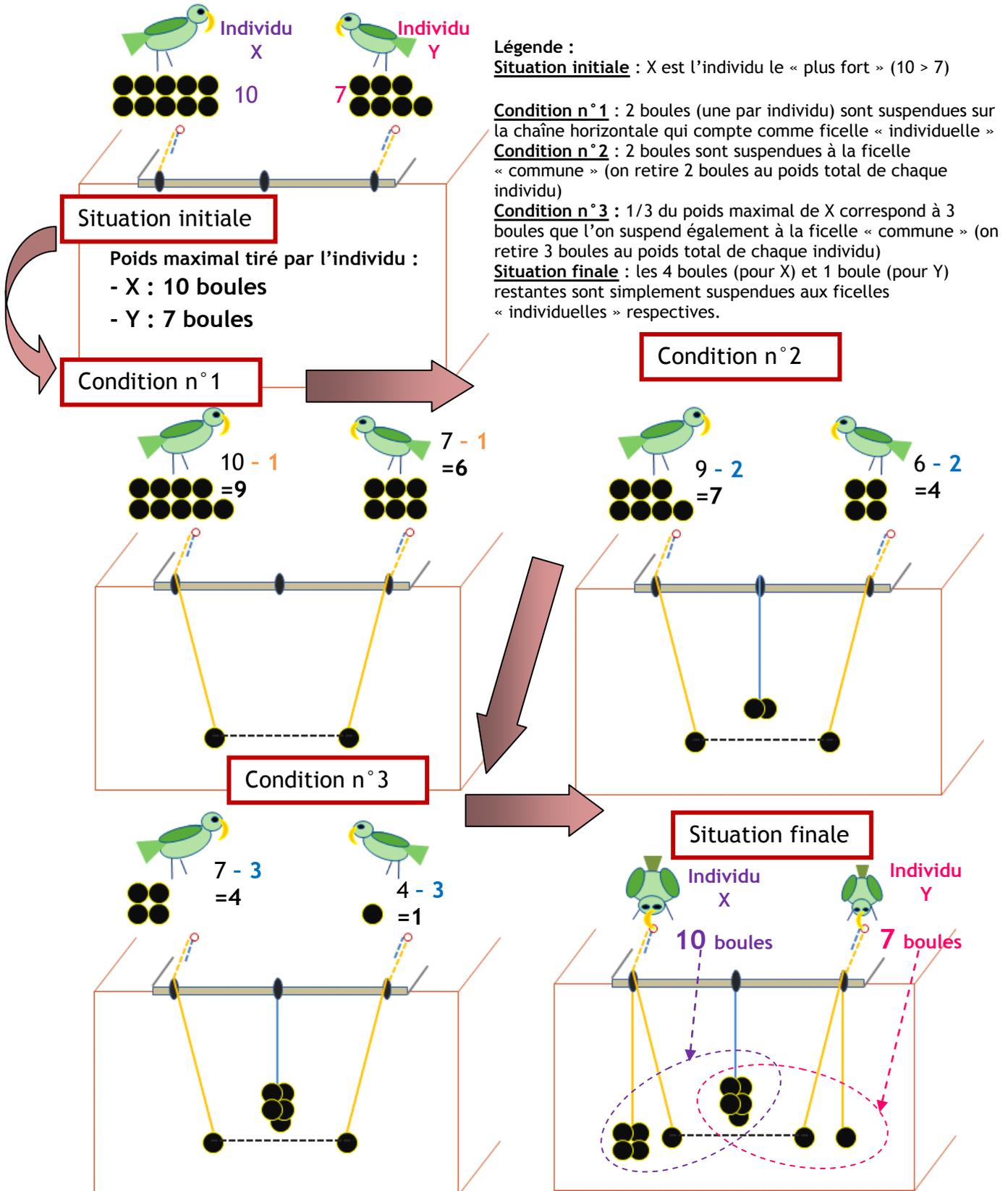
Nous avons ajusté la répartition des poids de manière complexe, de telle sorte que le poids total tiré par un individu corresponde exactement à son poids maximal individuel tiré. Pour cela, il faut que trois conditions soient remplies :

- 1) il faut que le kèa « le plus faible » ait toujours au moins 1 boule de fer suspendue à sa ficelle « individuelle », afin d'assurer une tension minimale de la ficelle « individuelle ». Ceci est assuré par la présence de la chaîne horizontale servant d'indicateur, évoquée auparavant ;
- 2) il faut toujours au minimum 2 boules de fer suspendues à la ficelle « commune », qui est le poids minimal pour faire reculer le plateau ;
- 3) on ajoute à cette ficelle « commune » 1/3 du poids maximal tiré par le kèa le « plus fort » de la dyade pour qu'il sente l'aide du « plus faible ». On part du principe que le « plus faible » sent toujours l'aide du « plus fort ».

Une fois ces conditions remplies, on suspend les poids restant aux ficelles « individuelles » respectives.

Pour illustrer ces conditions complexes, nous allons prendre l'exemple d'une dyade déséquilibrée concernant la force individuelle des individus (voir figure 16).

FIGURE 16 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE 2 À L'AIDE D'UN EXEMPLE



### 3.2.3. Avantages et inconvénients de la méthode 2

L'avantage de cette méthode est que l'on contrôle exactement les poids tirés individuellement, donc globalement la force individuelle utilisée et l'on peut ainsi mieux équilibrer les dyades mixtes. L'inconvénient de cette méthode est que plus le poids individuel est lourd, moins l'individu sentira l'aide de son partenaire, les poids individuels étant en effet fixés. De plus, contrairement à la méthode 1, l'individu ne choisit plus la force qu'il investit pour tirer. L'hypothèse est donc qu'avec cette méthode, certes plus précise, l'efficacité de la dyade risque de diminuer.

## 4. Utilisation des données des protocoles sociaux en vue de former des triades équilibrées

### 4.1. Relations stables dans le temps

Les données utilisées sont issues des **protocoles sociaux** (voir répertoire comportemental des kéas, I.) enregistrés depuis décembre 2012. Étant donné le nombre d'individus testables (seize), il a été possible de former seulement cinq triades indépendantes impliquant donc quinze individus. Nous insistons sur la notion d'« indépendance » des triades que l'on exige. En effet, comme nous nous focalisons sur le choix du partenaire, nous voulons nous assurer de minimiser l'effet des relations sociales entre le monopoliste et ses deux partenaires possibles, nous avons donc considéré comme important de réfléchir à l'avance à des triades équilibrées (même si nous ne les avons pas testées), et donc de tester des dyades qui auront été sélectionnées à l'avance (pas d'appariement aléatoire).

Pour cela, nous nous sommes basés sur deux sortes de relations stables dans le temps : les couples reproducteurs, et les couples affiliatifs\*. Ces derniers ont été définis par une fréquence élevée de comportements affiliatifs\* observés lors des **protocoles sociaux** tels que l'*allopreening*, le *fun fight*, le *tussle play*, les contacts corporels, le soutien d'un individu lors de conflits, une haute tolérance de la présence d'un individu lors des nourrissages (voir répertoire comportemental des kéas, II.). Pour placer un individu en position centrale, c'est-à-dire en tant que monopoliste (voir figure 6), il faut que celui-ci ait : soit deux partenaires affiliatifs\*, soit un partenaire sexuel et un partenaire affiliatif\*. Si aucun de ces critères ne correspond aux individus, alors on utilisera le critère moins spécifique du plus fréquent *nearest neighbour*\* (voisin le plus proche), également observés lors des **protocoles sociaux**. Ce critère est plus facile à obtenir, puisque les données de *nearest neighbour*\* sont systématiquement (voir répertoire comportemental des kéas, I.) notées et ne nécessitent pas forcément d'interactions sociales.

Ainsi, toutes les données de tous les **protocoles sociaux** réalisés depuis décembre 2012 ont été exploitées afin de construire des dyades probantes, à l'aide de tableaux croisés dynamiques simples.

### 4.2. Étude préalable de la hiérarchie du groupe

La hiérarchie\* n'a pas été prise en compte pour construire les triades, car nous admettons que les comportements agonistiques\* ne sont pas le reflet de relations stables chez cette espèce, du fait de la vie en captivité biaisant les comportements agressifs (voir Deuxième partie, II.8.1.). Nous avons

voulu cependant étudier la linéarité du groupe depuis octobre 2011, laquelle va refléter la stabilité éventuelle de la hiérarchie. Pour cela, nous avons organisé tous les déplacements\* (observés lors des **protocoles sociaux** réalisés depuis octobre 2011) en tableaux croisés dynamiques où les initiateurs sont les lignes et les receveurs\* les colonnes (voir annexe 2 qui est le tableau obtenu pour la saison la période hiver 2012-mai 2013). Ensuite, pour calculer les rangs de dominance\*, nous avons utilisé le logiciel MATMAN ®, qui permet d'évaluer la linéarité par le calcul d'indice de linéarité de Landau (h'), nous permettant de savoir si le groupe a une organisation linéaire. Au final, ce logiciel nous donne la hiérarchie du groupe (de Vries *et al.*, 1993).

Ce logiciel étant pour l'instant adapté exclusivement aux systèmes d'organisation de primates, nous avons utilisé ces mêmes données pour les calculer manuellement d'autres index de hiérarchie (calculs réalisés par Gyula Gajdon) : les CBI ou index de Clutton-Brock, déjà utilisés chez des kéas en milieu naturel (Gajdon *et al.*, 2006). Sur le même tableau croisé dynamique obtenu, on détermine chaque individu dominant sur un individu subordonné\* s'il a donné plus de déplacements\* qu'il n'en a reçu Pour un individu i, on applique la formule suivante :

#### **ÉQUATION 2 FORMULE DE CALCUL DES INDEX DE CLUTTON-BROCK**

$$\text{CBI}_i = (\mathbf{B} + \mathbf{b} + 1) / (\mathbf{A} + \mathbf{a} + 1)$$

B = nombre d'individus dominés par i ; b= nombre d'individus subordonnés par les individus subordonnés par i

A = nombre d'individus qui dominant i ; a = nombre d'individus dominant les individus qui dominant i

### **5. Phase d'entraînement individuel en trois étapes (Février-Mars 2013)**

*Tous les essais sont filmés jusqu'à ce qu'ils soient réussis (moins d'une minute en général)*

Tous les kéas ont été entraînés individuellement à utiliser l'appareil et tous ont réussi. Nous avons utilisé comme récompense une demi-cacahuète à chaque essai. Les étapes se sont succédé comme suit :

- 1) première étape : 5 essais, une ficelle est reliée au plateau et placée au milieu de la plateforme, sans aucun poids ;
- 2) deuxième étape : 5 essais, la ficelle est toujours au milieu, reliée au plateau, avec un poids suspendu minimal faisant reculer le plateau s'il n'est pas bloqué (deux boules soit 145 g) ;
- 3) troisième étape : 10 à 20 essais, les ficelles sont des deux côtés de la plateforme ; on mesure le poids maximal tiré par chaque individu, à gauche et à droite de la plateforme.

### **6. Phase de contrôles individuels : deux expériences contrôle (Mars-Avril 2013)**

#### 6.1. Première expérience : contrôle de la récompense : 8 essais

*Tous les essais sont filmés jusqu'à ce qu'ils soient réussis (moins d'une minute en général)*

Huit essais avec trois types différents de récompenses (pellet [granulé industriel], cacahuète, larve [d'insecte xylophage] ou sans récompense ont été menés en une seule session. L'ordre dans lequel les types de récompense étaient attribués était semi-aléatoire : chaque type de récompense était proposé d'un côté (essais 1 à 4), puis de l'autre côté (essais 5 à 8). Les poids utilisés

correspondaient à 2/3 du poids maximal individuel tiré. Nous avons voulu contrôler si des préférences pour une récompense en particulier peuvent être observées par l'efficacité avec laquelle le kéa tire, et donc si une quelconque « motivation » peut être mesurée. Les kéas n'ayant pas montré de préférence significative pour un type de récompense, nous avons choisi d'utiliser les pellets, la récompense la moins calorique, ce qui perturbera donc moins leur régime équilibré

#### 6.2. Deuxième expérience : contrôle du poids maximal individuel tiré : 8 essais

*Tous les essais sont filmés jusqu'à ce qu'ils soient réussis (moins d'une minute en général). Si après deux minutes, l'individu n'a toujours pas réussi, nous estimions que l'essai a échoué.*

Nous avons utilisé trois poids différents, de telle manière que l'effort nécessaire soit de plus en plus important. Les deux premiers essais (un de chaque côté) correspondent à 2/3 du poids maximal trouvé lors de la phase d'entraînement individuel, puis les deux essais suivants à 3/4 du poids maximal, et enfin, les quatre derniers essais correspondent au poids maximal. Ainsi, nous collectons des données individuelles de référence sur la manière de tirer telles que l'endurance, la fatigue, ou l'effet de l'entraînement, que nous pourrions utiliser pour les comparer dans les autres situations.

### 7. Codage des vidéos

Nous avons utilisé le logiciel Solomon Coder® v.12.09.04 pour coder les vidéos en gardant toujours une même configuration de codage : la configuration est prédéfinie avec des items sur lesquels on cliquera lors du codage de la vidéo. Ces items correspondent à différents types de comportements spécifiques à l'expérience, qui permettent de les quantifier, par essai, en durée (**exploration**, tirer sur la ficelle, ...) et en événements ou occurrences (le fait de **prendre l'anneau dans le bec sans tirer**, coups de traction sur la ficelle, manger la récompense, **réussir l'essai**, ...)

Une fois les vidéos codées, ces paramètres (durée et occurrence) sont donc calculés pour chaque essai et pour chaque comportement qui nous intéresse par le logiciel. Pour l'exercice de coopération dyadique, nous avons ajouté d'autres comportements spécifiques incluant les interactions sociales (visuelles et vocales) voire agressives, la **synchronisation** des partenaires, le temps d'attente devant la plateforme en vue du partenaire ou le temps d'attente hors de la vue du partenaire (ces comportements sont décrits dans le répertoire comportemental des kéas et illustrés en IV.).

### 8. Analyse statistique

Nous avons utilisé le logiciel R v. 2.15.2 pour effectuer nos analyses statistiques (tests non paramétriques de type Kruskal-Wallis et Wilcoxon)

## 9. Entraînement des dyades (Mai 2013)

*Tous les essais sont filmés jusqu'à ce qu'ils soient réussis, s'ils ne réussissent pas au bout de 5 minutes, alors on considère que l'essai a échoué.*

### 9.1. Avec la méthode 1

Concrètement, nous n'avons testé que deux dyades, et les nombres d'essais et de sessions fluctuent.

### 9.2. Avec la méthode 2

Chaque session contient 10 à 15 essais. Ce nombre est variable car il y a eu des fluctuations concernant la motivation de certains individus. Pour chaque dyade (cinq ont été testées), nous avons accordé un intervalle de 2 à 3 jours entre deux sessions ; et nous n'avons pas testé dans la même journée deux dyades différentes dans lesquelles un même individu était impliqué.

Pour rappel :

- Première session : chaque kéea peut tirer facilement tout seul, c'est une phase d'habitation à la nouvelle situation, pour que les deux partenaires apprennent à manger et éventuellement à tirer ensemble.
- Sessions 2, 3 et 4 : chaque kéea peut tirer tout seul, mais le poids correspond à son poids maximal tiré lors des phases d'entraînement individuel. On mesure le partage des coûts et des bénéfices au sein de la dyade.

À chaque essai, quatre pellets sont coupés en deux pour qu'il y ait huit récompenses dénombrables et égales au milieu du plateau mobile. Pour que l'ensemble des récompenses reste stable, du fait des à-coups subis par le plateau lorsque les kéeas tirent sur les ficelles, chaque pièce est « collée » au plateau grâce à une goutte de fromage blanc (« Topfen »).

À la fin de chaque session, une fois que les oiseaux sont réunis dans le même compartiment, nous filmons pendant deux minutes les deux individus afin d'observer des comportements éventuels spécifiquement dus à l'exercice, tels qu'une punition\* ou un combat. De même, nous précisons que tous les comportements sociaux lors des essais sont enregistrés.

## III. RÉSULTATS

### 1. Phase d'entraînement individuel

Nous avons obtenu pour chaque kéea, le poids maximal tiré en février 2013 (voir tableau 1). Les poids utilisés dans les situations dyadiques testées postérieurement sont donc basés sur ces données. Le tableau 1 et la figure 17 indiquent ces poids en relation avec la masse corporelle individuelle, l'âge et le sexe des individus. La figure 17 montre deux aires principales de distribution : les femelles sous l'axe de la moyenne des poids tirés, et les mâles adultes au-dessus de l'axe de la moyenne des poids tirés. Ceci reflète bien le dimorphisme sexuel connu chez cette

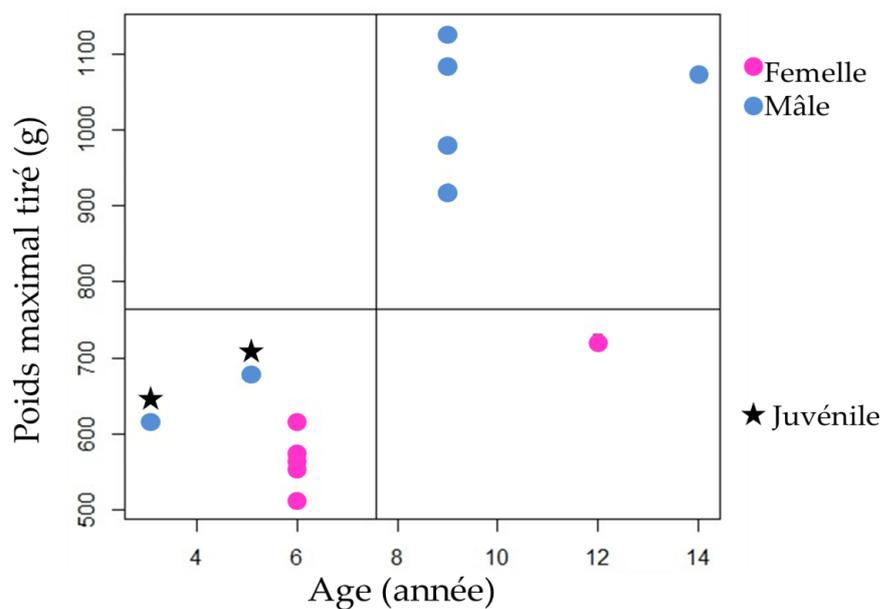
espèce (voir Première partie, II.3.3.). Un autre aspect intéressant est que les deux subadultes du groupe (Paul et Roku) sont en-dessous de la moyenne des poids tirés. Cette différence peut refléter une coordination et un développement musculaire encore incomplet chez les jeunes (en-dessous de 5 ans) qui subissent un développement prolongé (voir Première partie, II.5.), bien que leur masse corporelle soient similaires à celles des adultes. Deux mâles adultes (Tammy et Anu) ne sont pas représentés sur la figure 17, car étant fortement amyotrophiés, ils ne sont pas représentatifs du groupe

**TABLEAU 1 POIDS MAXIMAUX SOULEVÉS EN FONCTION DE L'ÂGE ET DE LA MASSE CORPORELLE DES KÉAS.**

Individu	Poids maximaux (g)	Masse corporelle (g)	Age (années)
Ta	401	746	6
An	513	735	6
Co	513	810	6
Ho	561	779	6
Ly	569	827	6
Pa	618	904	3
Pl	618	798	6
Sy	618	786	6
Wy	618	830	6
Ro	675	910	5
El	725	762	12
Li	923	916	9
Pi	977	880	9
Ke	1081	925	9
Jo	1072	932	14
Fr	1127	905	9

→ Maladie de West-Nile amyotrophié

**FIGURE 17 DISTRIBUTION DES POIDS MAXIMAUX SOULEVÉS EN FONCTION DE L'ÂGE DES KÉAS.**



## 2. Phase de contrôles individuels

### 2.1. Première expérience : contrôle de la récompense

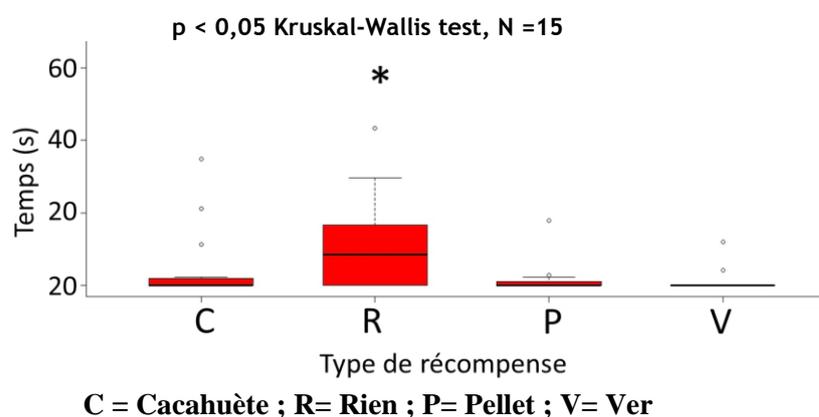
8 essais, N=15 ; 1 individu (Elvira) a refusé de participer

Nous avons analysé 128 vidéos à l'aide du logiciel Solomon Coder®, en utilisant toujours la même configuration afin d'obtenir des données comparables. On rappelle les quatre conditions de récompenses testées : cacahuète, pellet, ver, pas de récompense.

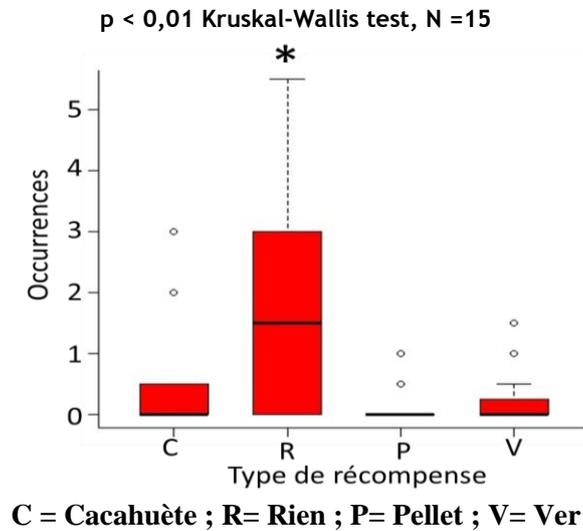
Aucune différence significative n'a été trouvée entre les quatre conditions de récompenses pour les durées de traction et pour le nombre d'essais (de « coups ») tirés. Tous les **essais** ont été **réussis** (plateau bloqué), même lorsqu'il n'y avait pas de récompense.

Par ailleurs, nous avons trouvé deux paramètres qui montrent au moins une différence significative (test de Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ,  $N = 15$ ) entre les quatre conditions : celui des occurrences de saisies de l'**anneau dans le bec sans tirer** (manipulation de l'appareil s'avérant inefficace) et celui de la durée d'**exploration** totale, c'est-à-dire l'individu ne manipule pas l'appareil, mais s'adonne à d'autres activités dans le compartiment (voir figures 18 et 19). Pour ces deux paramètres, nous avons effectué six tests post-hoc de Wilcoxon appariés, et d'après la méthode « B-Y », dite de Benjamini-Yekutieli (Narum, 2006) nous avons trouvé des différences significatives ( $\alpha = 0,05$ ,  $k = 6$ ,  $p < 0,02$ ,  $N = 15$ ) entre la condition sans récompense comparée deux à deux avec les trois autres conditions avec récompense. Les individus manipulent plus souvent l'anneau sans tirer et explorent plus longtemps lorsqu'il n'y a pas de récompense présentée sur le plateau. Même s'ils tirent (et réussissent) autant en l'absence de récompense, il semble qu'ils explorent davantage et manipule plus (sans efficacité) l'appareil.

FIGURE 18 EXPLORATION TOTALE LORS DE L'ESSAI

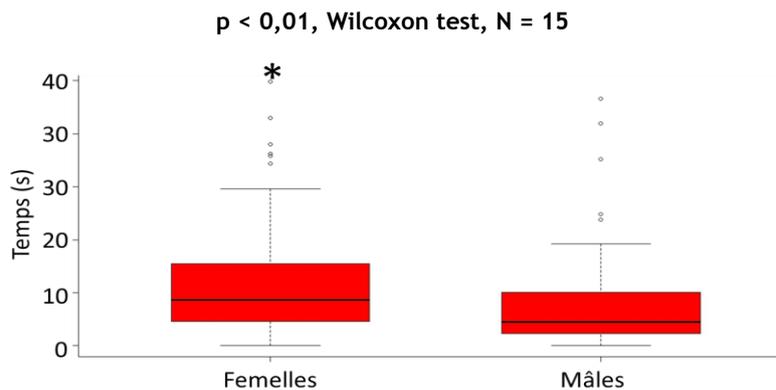


**FIGURE 19 NOMBRE D'OCCURRENCES "ANNEAU DANS LE BEC SANS TIRER"**



Nous avons voulu également comparer les performances des mâles avec celles des femelles. Pour les mêmes poids relatifs tirés (on rappelle que dans ce contrôle, chaque individu tire 2/3 de son poids maximal tiré), les femelles tirent significativement plus longtemps et plus fréquemment que les mâles (tests de Wilcoxon,  $p < 0,01$ ,  $N = 15$ , moyenne des femelles : durée 12,3 secondes, en 2,9 « coups » ; moyenne des mâles : durée 8,1 secondes, en 2,2 « coups »). Ceci pourrait être dû au dimorphisme sexuel fort (voir figure 20 et IV.2.).

**FIGURE 20 DURÉE DE TRACTION TOTALE LORS D'UN ESSAI EN FONCTION DU SEXE**



## 2.2. Deuxième expérience : contrôle du poids maximal individuel tiré

8 essais,  $N=14$  ; 2 individus (Elvira et Tammy) ont refusé de participer

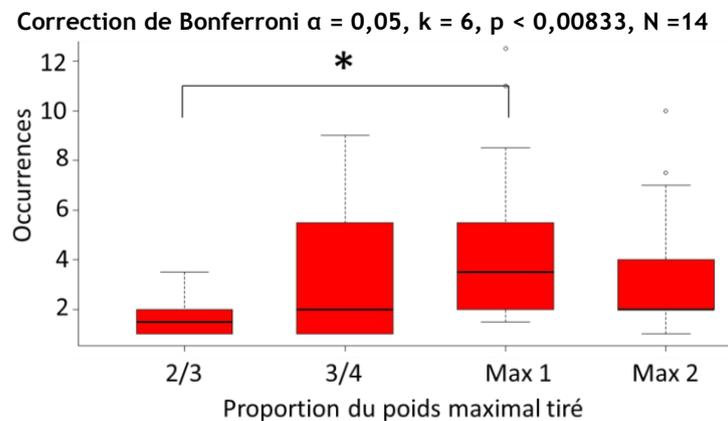
Cette expérience nous procure des données de référence (objectives) sur la manière de tirer que les kéas utilisent, et ceci en fonction du poids tiré. Nous avons donc codé 112 vidéos en utilisant la même configuration pour coder que le premier contrôle. Nous rappelons les quatre conditions de poids testés : condition 1 [essais 1 et 2] : 2/3 du poids maximal tiré ; condition 2 [essais 3 et 4] ; 3/4

du poids maximal tiré ; condition 3 [essais 5 et 6] : poids maximal une première fois ; condition 4 [essais 7 et 8] : poids maximal une seconde fois.

Nous avons restreint les analyses statistiques sur les deux paramètres suivants : occurrences des « coups » et durées des tractions. Les deux montrent au moins une différence significative (test de Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ,  $N = 14$  voir figures 21 et 22) entre les quatre conditions. Pour les deux paramètres occurrence des « coups » et durées des tractions, nous avons de même effectué des tests de Wilcoxon post-hoc appariés.

Concernant le paramètre d'occurrences des « coups », nous avons trouvé une différence significative ( $\alpha = 0,05$ ,  $k = 6$ ,  $p < 0,008$ ,  $N = 14$ ) entre la condition 1 et la condition 3 après un ajustement de Bonferroni ; en d'autres termes, les kéas ont tiré plus fréquemment quand ils tirent leur poids maximal pour la première fois que quand ils tiraient seulement les 2/3 de ce poids au début de la session (voir figure 21).

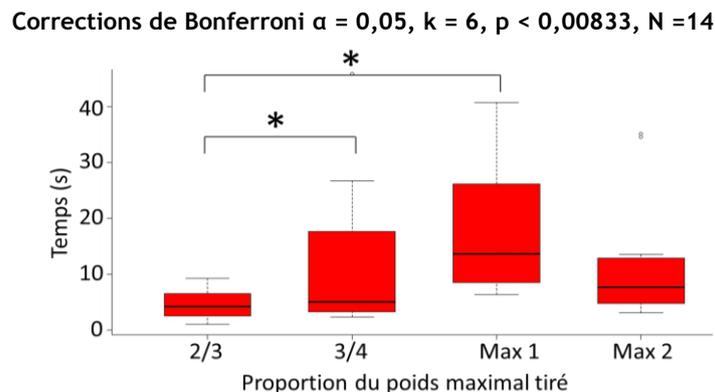
**FIGURE 21 NOMBRE DE "COUPS" TIRÉS LORS D'UN ESSAI (OCCURRENCES)**



« 2/3 » : Condition 1 ; « 3/4 » : condition 2 ; « max1 » : condition 3 ; « max2 » : condition 4

Concernant le paramètre de durée des tractions, les mêmes tests post-hoc montrent deux différences significatives ( $\alpha = 0,05$ ,  $k = 6$ ,  $p < 0,008$ ,  $N = 14$ ) après un ajustement de Bonferroni : premièrement entre les conditions 1 et 2, et deuxièmement entre les conditions 1 et 3, c'est-à-dire que lors des six premiers essais de la session, plus le poids à tirer sera lourd, plus les individus tireront longtemps (voir figure 22).

**FIGURE 22 DURÉE DE TRACTION TOTALE LORS D'UN ESSAI**



« 2/3 » : Condition 1 ; « 3/4 » : condition 2 ; « max1 » : condition 3 ; « max2 » : condition 4

### 2.2.1. Taux de succès en fonction des quatre conditions

Pour évaluer l'efficacité des individus, nous avons décidé d'étudier la relation entre le taux de succès (**essai réussi** ou non : donc plateau bloqué ou non) et les quatre conditions. En condition 1, le succès est de 100 %, puis il diminue avec le poids : il est de 89 % en condition 2, passe à 75 % en condition 3 et descend à 70 % en condition 4. Après un ajustement de Bonferroni, nous avons trouvé une différence significative entre les conditions 1 et 4 ( $\alpha = 0,05$ ,  $k = 6$ ,  $p < 0,008$ ,  $N = 14$ ), en d'autres termes, les individus abandonnent plus souvent à la fin de la session (condition 4) qu'au début (condition 1), ce que l'on pourrait interpréter comme de la fatigue, ou de la « démotivation ».

### 2.2.2. Durée, occurrences de traction et taux de succès en fonction du sexe

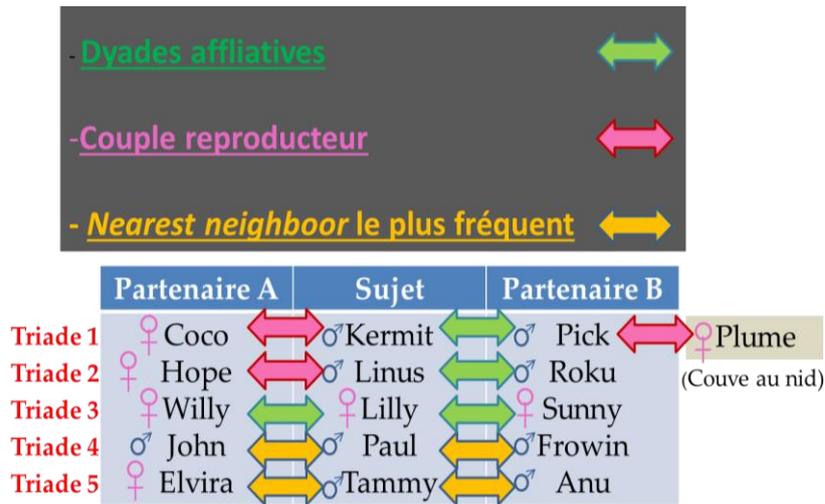
Enfin, nous avons encore comparé les performances des mâles par rapport aux femelles. Pour les mêmes poids relatifs, les femelles tirent significativement plus longtemps et plus fréquemment que les mâles (test de Wilcoxon  $p < 0,05$  pour les durées, et  $p < 0,01$  pour les occurrences,  $N = 14$  ; moyenne des femelles : durée de 14,3 s, nombre de « coups » par essai de 4,6 ; moyenne des mâles : durée de 9,9 s, nombre de « coups » par essai de 2,7). Par contre, aucune différence significative (test de Wilcoxon,  $p = 0,63$ ) n'a été trouvée pour les taux de succès entre les mâles et les femelles. Cette apparente nécessité des femelles à tirer plus longtemps et plus fréquemment pour un même poids relatif par rapport aux mâles peut refléter une fois encore, le dimorphisme sexuel fort chez cette espèce.

## **3. Utilisation des données des protocoles sociaux en vue de former des triades équilibrées**

### 3.1. Relations stables dans le temps

Nous avons sélectionné quatre sujets (Kermit, Linus, Lilly et Pick) qui remplissaient chacun une des deux conditions indiquées pour faire partie d'une triade (soit deux partenaires affiliatifs\*, soit un partenaire affiliatif\* et un partenaire sexuel), impliquant six partenaires possibles et non huit (en effet, deux triades se recoupent : Pick et Kermit forment une dyade affiliative\* et ont chacun une partenaire sexuelle, voir tableau 2), soit en tout dix individus. En pratique, nous avons choisi toutefois trois sujets (Kermit, Linus et Lilly) parmi les quatre qui pouvaient avoir chacun deux partenaires différents, garantissant ainsi l'indépendance des trois triades ainsi obtenues (Plume ayant présenté rapidement des comportements de reproduction). Pour les six autres individus restant, qui ne répondaient pas aux conditions, nous avons utilisé le critère du *nearest neighbour\** ou voisin le plus proche, et de cette manière, nous avons obtenu les deux dernières triades (voir tableau 2).

**TABLEAU 2 TRIADES INDÉPENDANTES OBTENUES**



### 3.2. Étude préalable de la hiérarchie du groupe

En utilisant ensuite le logiciel MATMAN® v1.1. (de Vries *et al.* 1993), des indices de linéarité de Landau ( $h'$ ) ont été calculé et les tableaux ont été réorganisés pour correspondre à une hiérarchie linéaire probante (de Vries, 1995, 1998). Pour la période de décembre 2012 à mai 2013, nous avons trouvé une hiérarchie significativement linéaire ( $h'=0,57$ ,  $p < 0,001$ ) basée sur 540 interactions, avec 16,7 % de relations inconnues et 4 incohérences (voir tableau 3). Pour l'année précédente (octobre 2011 à décembre 2012), une hiérarchie significativement linéaire ( $h'=0,69$ ,  $p<0,001$ ) basée sur 759 interactions avec aucune relation inconnue et 10 incohérences. Nous avons remarqué que certains individus ont perdu ou gagné quelques rangs entre les deux années (voir tableau 3). Nous en avons conclu que la linéarité du groupe persiste au fil du temps, mais que la hiérarchie reste instable d'après cet outil MATMAN®, peut-être dû au fait que la majeure partie des femelles soient devenues adultes et donc matures sexuellement.

Nous observons que la méthode de calcul des index de Clutton-Brock nous procure des résultats différents dans la hiérarchie. Seuls cinq individus conservent le même rang pour l'année 2012/2013 par rapport à la hiérarchie calculée par MATMAN®.

Dans ces deux hiérarchies, nous constatons quelques incohérences associées à une certaine instabilité, notamment du fait que les femelles de cette espèce, en période de reproduction, deviennent très territoriales et perturbent la hiérarchie de manière peu claire (voir Première partie, II.7.2.), ce qui n'est pas le cas des primates.

**TABLEAU 3 RÉSULTATS DÉVOILANT LA HIERARCHIE DU GROUPE SELON LES DEUX MÉTHODES DIFFÉRENTES**

Les chiffres des colonnes extérieures montrent les gains ou pertes de rang par rapport à la période octobre 2011 - décembre 2012 ;

Les cadres rouges montrent les individus qui conservent le même rang avec les deux méthodes de calcul

	CBI 2012-2013	Rang	Matman 2012-2013	
+1	Jo	1	Ho	
-1	Ho	2	Jo	
+3	Fr	3	Fr	
-1	Li	4	Li	+2
+2	Pi	5	Pi	-1
-1	Ke	6	Co	+3
+2	Pa	7	Ta	+3
-4	Co	8	Sy	
+1	Sy	9	Pa	-4
+6	El	10	Ro	+1
-3	Ta	11	Ke	-4
	Wy	12	Wy	+2
-2	Ro	13	Ly	
-1	An	14	El	-2
	Ly	15	An	
-2	Pl	16	Pl	

4 incohérences

#### 4. Entraînement des dyades

Nous avons codé 167 vidéos, ce qui comprend à 334 analyses : en effet chaque vidéo est codée deux fois car on se focalise sur un seul individu à chaque analyse.

##### 4.1. Problèmes techniques

Dès la fin du mois d'avril, nous avons été confrontés à de nombreux problèmes pour l'expérimentation. En effet, les trois couples (Linus et Hope, Pick et Plume, Coco et Kermit) sont entrés en période de reproduction, ce qui a créé une forte baisse de motivation de la part des membres du couple et surtout des femelles (Orr-Walker *et al.*, 2013) qui deviennent alors très territoriales. En pratique, seuls Coco et Kermit (une session) puis Kermit et Pick (deux sessions) ont été testés avec la première méthode, puis ont arrêté de participer du fait de leur nidification respective. Un seul couple (Linus et Hope) s'est laissé tester avec la deuxième méthode. Elvira et Tammy n'ont plus participé à l'expérience, et n'ont plus montré aucun intérêt pour l'exercice (même lorsqu'ils ont été testé seuls). Roku est tombé malade et a dû rester hospitalisé pendant 3 semaines à la clinique vétérinaire, ce qui lui a nécessité une période de convalescence assez longue.

En résumé, nous avons « perdu » trois triades sur cinq prévues, et cinq dyades sur dix prévues. À cause de ces problèmes, nous avons dû adapter notre planning. En nous basant sur le critère du voisin le plus proche, nous avons donc sélectionné cinq nouvelles dyades à tester, mais une seule a pu fonctionner (John et Willy). Malgré cela, en utilisant la méthode 2, nous avons réussi à entraîner

quatre dyades avec lesquelles nous avons pu atteindre trois sessions. Le trop faible nombre de résultats, ne nous permet pas d'effectuer des analyses statistiques. Nous avons de ce fait présenté les résultats de manière isolée pour chaque dyade, car la variabilité des résultats est très forte d'une dyade à l'autre.

#### 4.2. Calculs de ratios

A l'origine, nous voulons nous focaliser sur la durée de traction par individu (soit une évaluation grossière des « coûts ») et le nombre de pièces de récompenses obtenu (soit une évaluation des « bénéfiques »). Pour cela nous avons calculé des ratios (« *pulling ratio* » pour les durées de traction et « *reward ratio* » pour le nombre de récompenses obtenues), qui rendent compte de ces évaluations d'une manière relative par rapport au partenaire. Ainsi, pour chaque paramètre représenté ci-dessous (voir résultats des méthodes 1 et 2), nous avons calculé les ratios de la manière suivante :

Exemple d'un calcul du Ratio (R) pour un paramètre X d'une dyade contenant les individus A et B:

#### ÉQUATION 3 FORMULE DE CALCUL DES RATIOS

$$\mathbf{R}_X = (\mathbf{X}_A - \mathbf{X}_B) / (\mathbf{X}_A + \mathbf{X}_B)$$

Si  $X_A > X_B$  alors  $R_X > 0$  ; si  $X_A < X_B$  alors  $R_X < 0$  ; si  $X_A = X_B$  alors  $R_X = 0$

Prenons l'exemple du ratio des bénéfiques (récompenses). La quantité totale de bénéfiques est fixe (8 pellets placés sur le plateau, donc dans tous les cas  $X_A + X_B = 8$ ).

Si A et B partagent les bénéfiques de manière égale ( $X_A = X_B = 4$ ), alors  $R_X = 0$ .

Si A mange toute la récompense ( $X_A = 8$ ), alors  $R_X = 1$

Si B mange toute la récompense ( $X_B = 8$ ), alors  $R_X = -1$

Donc, en règle générale, si  $R_X > 0$ , alors A reçoit plus de bénéfiques que B, et si  $R_X < 0$ , B reçoit plus de bénéfiques. On raisonne de même pour tous les autres ratios calculés.

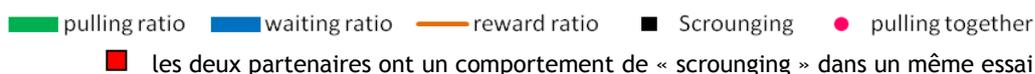
De cette manière, nous avons indiqué sur chaque graphique à quels individus correspondent les côtés positif (+) et négatif (-) des ratios. Ainsi, non seulement on rend compte du comportement d'un individu par rapport à son partenaire, mais on standardise également toutes nos mesures (sur un intervalle de -1 à 1), ce qui permet de visualiser nos résultats d'un essai à l'autre, indépendamment de la durée totale des essais.

Au cours de l'expérience, de manière inattendue, en plus des interactions sociales habituelles, les sujets ont montré de nouveaux comportements par rapport à la situation où ils s'entraînaient seuls : celui d'attendre sans tirer (l'animal est statique devant l'appareil et ne tire pas),

et celui du *scrounging* (chaparder). Nous avons donc trouvé intéressant de représenter également ces ratios d'attente (« *waiting ratio* ») et les occurrences du comportement de *scrounging*. Enfin, nous nous sommes intéressés à la **synchronisation** des dyades et *a fortiori* à l'efficacité de cette dyade à résoudre cet exercice de coopération. Nous avons donc représenté sur nos graphiques la présence de l'événement correspondant au fait que les deux partenaires tirent en même temps (« *pulling together* »).

Titre et Légende communs aux figures 23, 24, 25, 26 et 27 :

Temps de traction et temps d'attente relatifs en fonction de la distribution des récompenses pour chaque dyade :

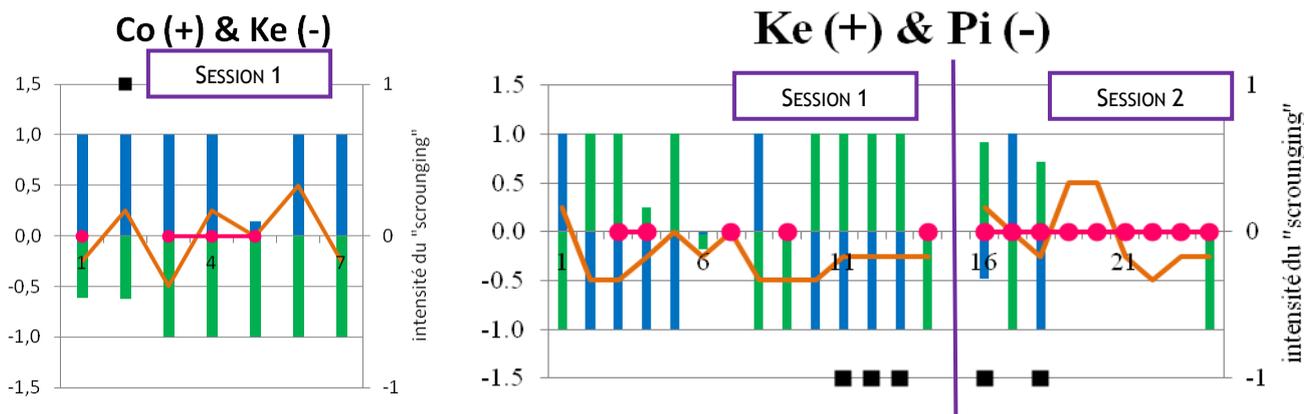


Les valeurs des ratios sont comprises entre -1 et 1 (axe des ordonnées de gauche), les occurrences du « *scrounging* » sont comptabilisées (axe des ordonnées de droite)

Le nombre d'essais est représenté sur l'axe des abscisses (1 essai = 1 graduation)

4.3. Résultats de la méthode 1

**FIGURE 23 RÉSULTATS DES RATIOS AVEC LA MÉTHODE 1**



Description des résultats de la méthode 1:

Ratios :

- *Reward ratios* : chez les deux dyades, les valeurs sont globalement situées entre -0,5 et 0,5.
- *Pulling ratios* : Ke tire toujours plus que Co ; fluctuant entre Ke et Pi
- *Waiting ratios* : Co attend plus que Ke ; fluctuant entre Ke et Pi

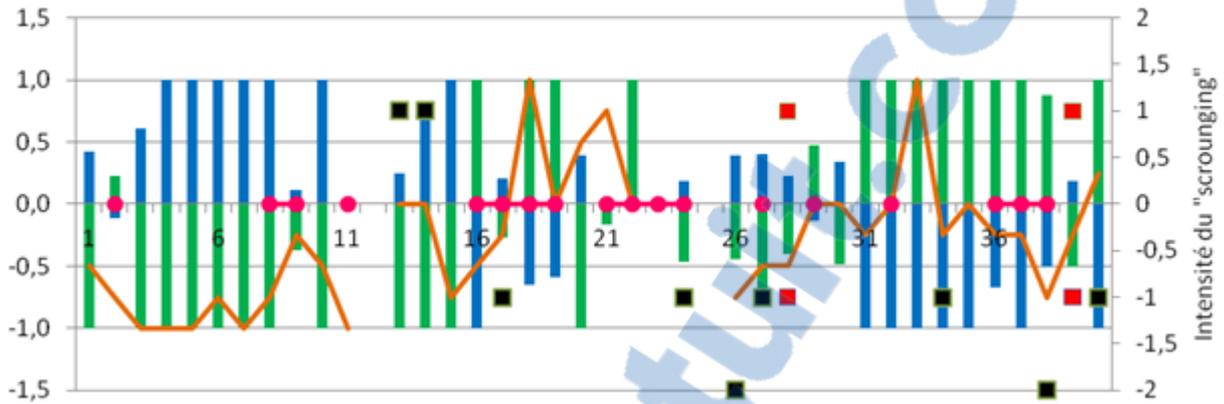
Événements:

- **Scrounging** : 1 par Co sur 7 essais ; 5 par Pi sur 24 essais
- **Pulling together** : 4 sur 7 essais (dont 3 d'affilée) pour Co et Ke ; 14 sur 24 essais (dont 2 puis 9 d'affilée à la fin de la session 2) pour Pi et Ke

#### 4.4. Résultats de la méthode 2

FIGURE 24 RÉSULTATS DE HOPE ET LINUS

#### Ho (+) & Li (-)



Description des résultats pour Li et Ho :

Ratios :

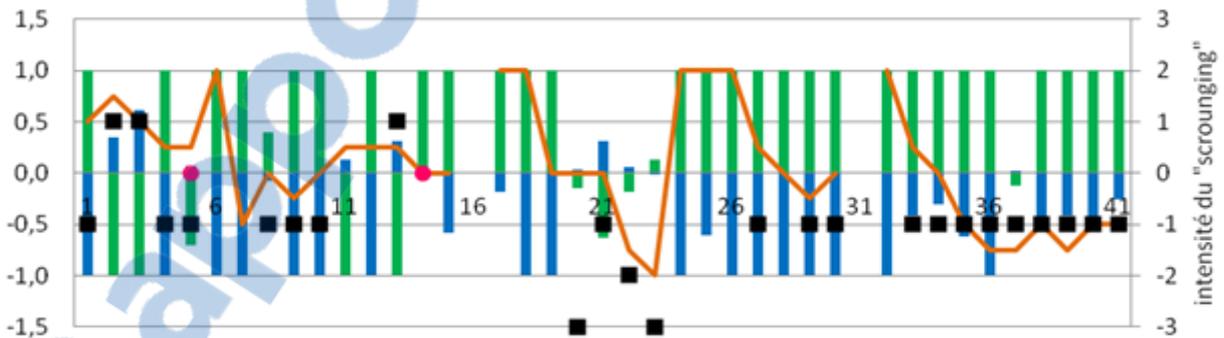
- *Reward ratios* : plutôt en faveur de Li au début (-1), puis devient fluctuant
- *Pulling ratios* : Li tire plus que Ho au début (-1), la tendance s'inverse à la fin (1)
- *Waiting ratios* : Ho attend plus que Li (1), la tendance s'inverse à la fin (-1)

Evénements:

- *Scrounging* : 4 par Ho ; 9 par Li sur 40 essais
- *Pulling together* : 18 sur 40 essais (dont 2 puis 4, puis 4 puis 3 d'affilée)

FIGURE 25 RÉSULTATS POUR JOHN ET WILLY

#### Jo (+) & Wy (-)



Description des résultats pour Jo et Wy :

Ratios :

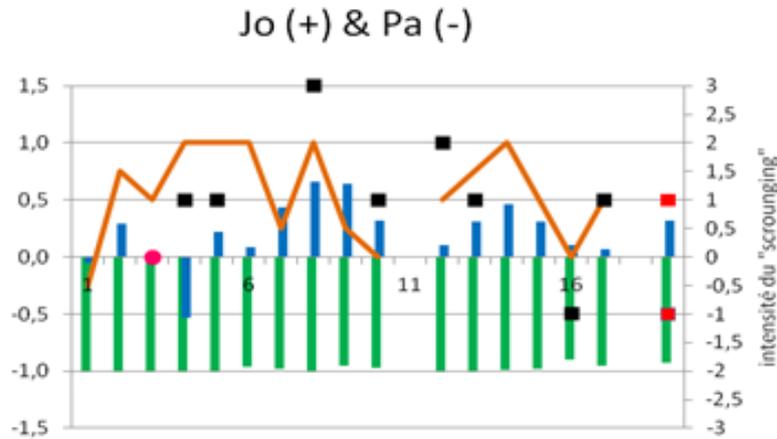
- *Reward ratios* : très fluctuant à chaque session
- *Pulling ratios* : fluctuant à la session 1, puis aux autres sessions, Jo tire le plus souvent (1).
- *Waiting ratios* : Wy attend le plus souvent (-1) et quasi systématiquement à la fin des sessions 2 et 3.

Evénements:

- *Scrounging* : 22 par Wy (systématiques à la session 3) ; 3 par Jo sur 41 essais
- *Pulling together* : 2 sur 41 essais

- Punition\* : systématique de Jo sur Wy à chaque fin de session.

**FIGURE 26 RÉSULTATS POUR JOHN ET PAUL**



Description des résultats pour Jo et Pa :

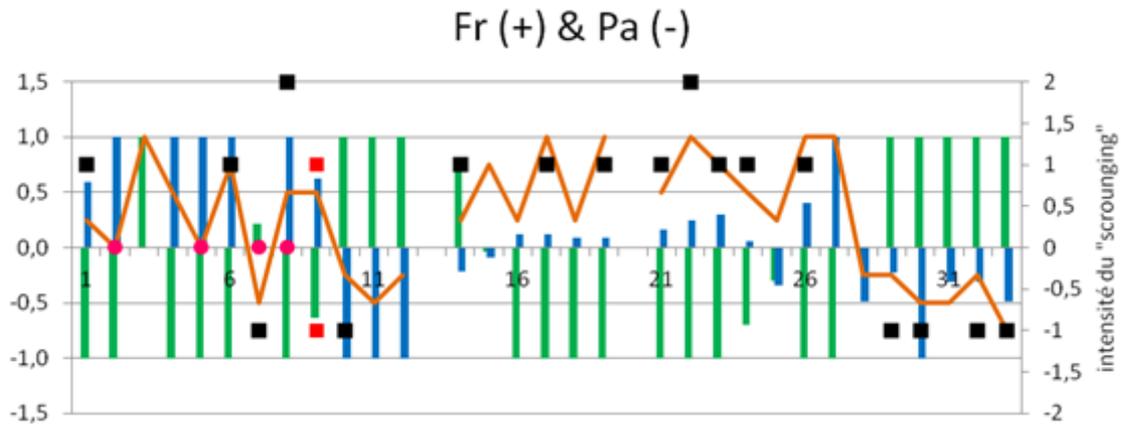
Ratios :

- *Reward ratios* : toujours en faveur de Jo (valeur rarement inférieure à 0,5)
- *Pulling ratios* : Pa tire toujours le plus (-1)
- *Waiting ratios* : Jo attend plus que Pa en général (valeur ne dépassant 0,5)

Evénements:

- **Scrounging** : 8 par Jo ; 2 par Pa sur 19 essais
- **Pulling together** : 1 sur 19 essais

**FIGURE 27 RÉSULTATS POUR FROWIN ET PAUL**



Description des résultats pour Fr et Pa :

Ratios :

- *Reward ratios* : souvent en faveur de Fr dans les deux premières sessions (entre 0,5 et 1), puis la tendance s'inverse à la fin de la session 3, en faveur de Pa (-0,5)
- *Pulling ratios* : Pa tire souvent le plus (-1), puis la tendance s'inverse à la session 3.
- *Waiting ratios* : Fr attend plus que Pa au début (1), puis la tendance s'inverse à la fin (-0,5 à -1)

Evènements:

- **Scrounging** : 11 par Fr ; 7 par Pa sur 33 essais
- **Pulling together** : 4 sur 33 essais

#### 4.5. Commentaires généraux

On remarque que le couple Li et Ho est la seule dyade qui a expérimenté (quelques essais d'affilée seulement) le fait de tirer ensemble, d'une manière synchronisée, c'est-à-dire, ce que nous voulions observer. De plus, comme on l'a décrit pour chaque dyade, on observe une certaine tendance générale chez ces quatre dyades qui montre que le ratio de récompense, est souvent en faveur du partenaire qui attend le plus (qui est le dominant de la dyade, excepté pour les couples), et en défaveur de celui qui tire le plus. Les comportements de **scrounging** sont exprimés au moins quatre fois à chaque session (sauf à la première session pour Li et Ho, voir tableau 4). Nous avons également observé chez Jo et Wy un comportement systématique de punition \* (le dominant, Jo lors de la réunion à la fin de chaque session a déplacé Wy de manière intensive en la pourchassant), qu'on interpréterait comme un comportement utilisé pour changer le comportement de **scrounging** de Wy (d'après notre définition de punition dans le lexique). Nous avons récapitulé les résultats des ratios de manière globale. On observe que les comportements sont très fluctuants en général (voir tableau 4).

**TABLEAU 4 RÉCAPITULATIF DES RATIOS DES DYADES**

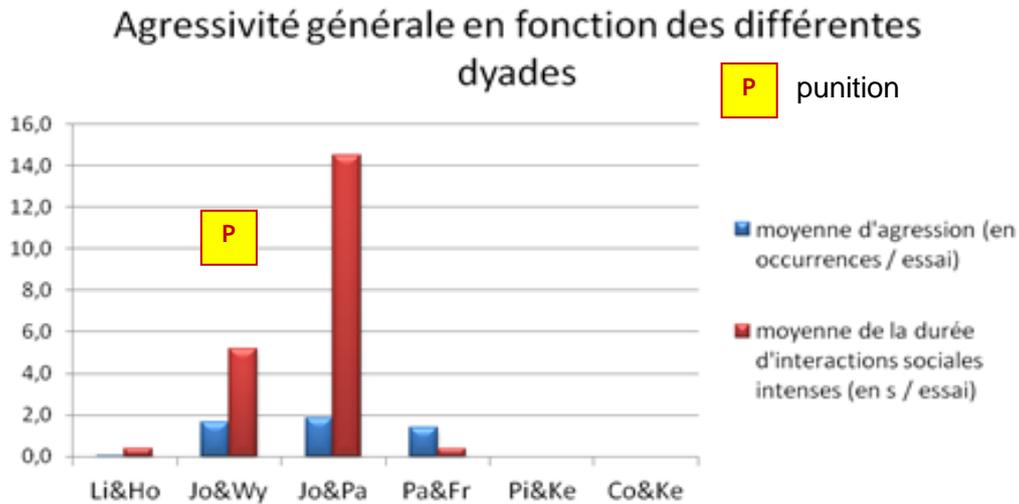
Ratio/dyade	Co & Ke	Pi & Ke	Li & Ho	Jo & Wy	Jo & Pa	Pa & Fr
<b>reward</b>	[-0,5 ; 0,5]	[-0,5 ; 0,5]	Li > Ho puis fluctuant	Fluctuant	Jo > Pa	Fr > Pa puis Pa>Fr
<b>pulling</b>	Ke > Co	fluctuant	Li > Ho puis fluctuant	fluctuant puis Jo > Wy	Pa > Jo	Pa > Fr puis Fr>Pa
<b>waiting</b>	Co > Ke	fluctuant	Ho > Li puis fluctuant	Wy > Jo	Jo > Pa	Fr > Pa puis Pa>Fr
<b>Scrounging moyen</b>	1/7	5/24	13/40	25/41	10/19	18/33
<b>Synchronisation moyenne</b>	4/7	14/24	18/40	2/41	1/19	4/33
<b>punition</b>	0	0	0	Systématique	0	0

Enfin, de nombreux comportements agressifs pendant les essais ont été observés (sauf pour le couple) : en général, le dominant essaie de piquer (**bill threatening**) son partenaire subordonné\* soit à travers le plexiglas, soit à travers le grillage, ou encore, au niveau du plateau bloqué lorsqu'ils mangent la récompense. Nous avons aussi mesuré la durée de certaines interactions symétriques sujette à de l'agressivité : nous avons sommé la durée des interactions de **wiremesh display** avec celle des interactions de **stare down** (voir répertoire comportemental des kéas). Ainsi, nous avons calculé une moyenne de la durée de ces « interactions sociales intenses », en reportant ces

comportements par rapport au nombre total d'essais par dyade rendant compte de cette agressivité (voir figure 28).

#### 4.6. Comparaison des résultats des deux méthodes

**FIGURE 28 QUANTIFICATION DE L'AGRESSIVITÉ ENTRE LES PARTENAIRES LORS DES ESSAIS**



Moyenne d'agression ou *bill threatening* = événements agressifs du dominant sur le subordonné\* (Li sur Ho, Jo sur Wy, Jo sur Pa, Fr sur Pa) par essai

Moyenne de la durée d'interactions sociales intenses (en s) = *wiremesh display* + *stare down* par essai.

On remarque que l'agressivité chez les dyades de la méthode 1 est nulle, et quasi nulle pour le couple Li et Ho.

**TABLEAU 5 BILAN COMPARATIF DES DEUX MÉTHODES**

	Méthode 1	Méthode 2
Ratios de récompense	Valeur absolue ne dépasse jamais 0,5	Valeur absolue souvent proche de 1
Ratios de traction et d'attente	similaire	
<i>scrounging</i>	Peu fréquent	Fréquents et semblent aléatoires
<i>synchronisation</i>	Fréquente	Peu fréquente (sauf pour le couple)
agressivité	Nulle	Fréquente (sauf pour le couple)

La méthode 1 semble rendre les dyades plus efficaces.

## IV. DISCUSSION

### 1. Objectifs initiaux de l'étude

Du fait du manque d'efficacité et de **synchronisation** mis en évidence chez les dyades lorsque nous les avons testées avec la méthode 2, nous n'avons pas pu mesurer le partage des forces mises en jeu comme nous l'avions initialement prévu. Nous avons même observé quelques essais où les deux partenaires tentaient de tirer seuls, mais uniquement en l'absence de l'autre partenaire ; en effet lors de ces essais les dyades ont montré un certain « refus » de coopérer, car les deux partenaires n'étaient jamais simultanément sur « le plancher » de la boîte en bois. Ceci est exacerbé par le fait que nous avons décidé de faire en sorte que chaque individu soit capable de tirer seul. Or, peut-être qu'après un certain nombre de sessions, nous devrions faire en sorte que l'aide du partenaire soit indispensable à la réussite de l'exercice (poids trop lourd pour un seul individu), ainsi nous réduirions l'aspect aléatoire des ratios de traction individuelle, du fait d'une traction synchronisée obligatoire.

En outre, les résultats présentés auparavant (voir figures 23 à 27 et tableau 4) posent une question majeure sur un autre de nos objectifs initiaux : après l'obtention de « résultats stables » pour une dyade, il faut passer à la phase d'entraînement des triades. Or, aucun de nos premiers entraînements de dyades n'illustrent un semblant de stabilité, même si nous pouvons considérer ces résultats comme une exploration pour adapter le protocole. Certains changements brusques dans les ratios de récompense paraissent en effet inexplicables (pour Jo et Wy et pour Pa et Fr, voir figures 25, 27 et tableau 4). Il est donc important de trouver une méthode standardisée qui garantisse une certaine stabilité des ratios (de récompenses au moins) au bout d'un certain nombre de sessions.

### 2. Forte variabilité interindividuelle en matière de motivation, de force physique, de statut hormonal

Une contrainte puissante a été la perte de motivation inexplicable chez trois kéas (El, Ta et Ro). De plus, en fonction de certaines périodes plus ou moins longues (allant de quelques heures à quelques jours), les autres kéas ont montré une très forte variabilité inter-individuelle en matière de motivation. Le moment de la saison de reproduction n'a pas été opportun pour tester leur capacité à participer à un exercice social, nécessitant de la coopération. En effet, jusqu'à maintenant, les expériences précédentes menées à la station d'Haidlhof ont consisté la plupart du temps à tester leurs capacités cognitives de manière individuelle, en l'absence d'autres individus. Les kéas de la station ne sont donc non seulement pas habitués à travailler ensemble en général, mais ont en plus été bouleversés par les changements de la structure du groupe (et en particulier cette année) du fait de l'entrée en période de reproduction de trois voire quatre femelles (voir Première partie, II.7.2.) qui s'est accompagnée donc de comportements extrêmement territoriaux agressifs envers les autres membres du groupe.

De plus, les animaux ne subissant jamais de restriction alimentaire (la participation aux expériences est basée sur le volontariat) sont toujours en situation plus ou moins de satiété. Nous

avons donc appris qu'il est plus intéressant de tester les animaux uniquement en période de fin d'automne-hiver (contrôles individuels), car la motivation y semble mieux standardisée, sans doute du fait d'adaptations physiologiques à la mauvaise saison.

Les résultats individuels nous ont montré une différence dans la manière (durée et fréquence) de tirer entre les mâles et les femelles. On peut estimer ici que la cause en est le fort dimorphisme sexuel reconnu chez cette espèce (voir Première partie, II.2.3.). En effet, lors de cet exercice, les kéas tirent l'anneau à l'aide de leur bec, or il a été montré que les individus mâles ont en général un bec plus long, plus large et moins courbé que celui des individus femelles (Bond *et al.*, 1991). On peut donc imaginer que les mâles ont une meilleure prise lors des tractions, d'où une plus grande efficacité. En outre, les chercheurs ont montré que la variation de la longueur du bec correspond au plus haut coefficient de dimorphisme (12-14 %) c'est-à-dire, plus élevé que celui correspondant à la taille moyenne (5 %) chez cette espèce. Les différences observées entre mâles et femelles lors de cet exercice sont donc fortement influencées par la forme et la taille du bec, et ceci doit jouer également lors du partage de la récompense. Ceci pose un problème pour les dyades mixtes du fait d'une efficacité plus importante des mâles (pour un même poids relatif) par rapport aux femelles, ce qui biaise la mesure du partage des forces. Enfin, lors de certains essais, nous avons observé que certaines femelles sont beaucoup plus lentes pour manger la récompense que leur partenaire, ce qui biaise la mesure du partage de la récompense. Ceci nous amène à penser qu'il faudrait éviter de tester les dyades mixtes.

Pour en revenir aux résultats de la deuxième expérience de contrôle individuel (voir II.2.2.1.), nous avons trouvé que les individus abandonnent plus facilement si le poids est plus lourd. Or, nous ne pouvons distinguer si la cause provient d'une fatigue physique (musculaire) ou d'une « démotivation ». En situation dyadique, il est d'autant plus difficile de connaître la cause de l'augmentation de fréquence ou de durée des tractions, sachant qu'un essai peut parfois durer 10 minutes et sans abandon (c'est-à-dire, le kéa quitte le « plancher » de la boîte et part explorer dans le compartiment puis décide parfois de revenir), alors qu'en situation individuelle, il dure toujours moins d'une minute. Il serait intéressant d'essayer d'autres contrôles individuels et d'acquérir une méthode permettant de différencier une fatigue physique réelle d'une « démotivation » (ou perte de volonté de participer à l'exercice) : par exemple, savoir à partir de combien d'essais non récompensés l'individu va arrêter de tirer sur la ficelle. En effet, nous rappelons que nous n'avons pas trouvé de différence significative lors de l'expérience du premier contrôle quant au nombre et à la durée des tractions.

### **3. Facteur de tolérance trop peu pris en compte**

Trois dyades sur quatre testées avec la méthode 2 ont été choisies sur la base du critère du voisin le plus proche le plus fréquent, sans prendre en compte la hiérarchie. De ce fait, nous avons négligé un aspect majeur : celui de la tolérance inter-individuelle lors de l'exercice coopératif et dans ce cas, nous avons bien remarqué que le critère du voisin le plus proche reste insuffisant. Des expériences de coopération dyadiques impliquant également la manipulation d'un appareil ont été réalisées chez des chimpanzés et bonobos (Melis *et al.*, 2006 ; Hare *et al.*, 2007) ainsi que chez des corbeaux freux (Seed *et al.*, 2008), où les auteurs ont voulu tester l'« hypothèse de tolérance », c'est-à-dire que la performance des dyades est meilleure si celles-ci présentent un haut niveau de

tolérance lors de co-nourrissage. Pour cela, il suffit d'observer le comportement d'une dyade avec trois différentes formes de récompenses (Melis *et al.*, 2006) : dispersée et divisible, agglutinée et divisible, compacte et dispersée. Si les membres de la dyade se nourrissent en même temps indépendamment du type de récompense, alors le niveau de tolérance est haut ; tandis que pour une dyade ayant un niveau de tolérance intermédiaire, les membres de la dyade se nourrissent en même temps uniquement lorsque la nourriture est dispersée. Pour les chimpanzés, les auteurs avaient fini par conclure que le facteur limitant de la tâche coopérative proposée était la tolérance (Melis *et al.*, 2006), et qu'il est indispensable de le prendre en compte pour toute tâche coopérative.

Nous aurions pu faire une étude de ce type au préalable pour pouvoir ensuite former des dyades à niveau de tolérance similaire. En effet, les niveaux de tolérance varient fortement d'une dyade à l'autre, certaines ont un niveau de tolérance très bas, ce qu'on observe par un grand nombre d'agressions lors de co-nourrissages (Jo et Wy, Jo et Pa, Pa et Fr). Éventuellement, il serait même bienvenu de reconstruire les triades en suivant cette règle, car un fort différentiel dans les niveaux de tolérance pourrait influencer sur le choix du partenaire du sujet.

Une autre manière d'étudier les liens de tolérance serait de réaliser une analyse du réseau social, afin de mieux définir l'organisation sociale du groupe. En effet, les méthodes que nous avons utilisées pour dresser la hiérarchie du groupe (MATMAN © ou Clutton-Brock index) restent peu claires et non spécifiques à cette espèce, le logiciel ayant été créé pour calculer la linéarité des groupes de mammifères, en particulier des primates. Des chercheurs ont par exemple étudié les patterns d'interactions agonistiques\* chez trois espèces de macaques différentes (macaques rhésus [*Macaca mulatta*], de Tonkéan [*M. tonkeana*] et crabiers [*M. fascicularis*] : Thierry, 1985), il a été montré que chaque groupe peut être défini par l'intensité des agressions et la symétrie de ces agressions. Plus tard, il a été observé chez ces mêmes macaques que leurs comportements agonistiques\* diffèrent pour co-agir lors une tâche de coordination (Petit *et al.*, 1992) : les macaques rhésus réussissent moins à se coordonner et expriment des comportements agonistiques\* plus fréquemment que les macaques de Tonkéan. Ainsi, ils ont démontré que les résultats de cette tâche de coordination sont fortement dépendants de la structure sociale du groupe, les macaques de Tonkéan ayant des relations plus égalitaires et une structure moins « despotique » que les macaques rhésus. Des analyses récentes de leur réseau social (Sueur *et al.*, 2011) ont comparé entre autres, les indices de centralité des espèces de macaques « intolérantes » et « tolérantes » et ont montré que les individus à haut rang hiérarchique sont plus centraux dans les groupes « intolérants » que dans les groupes « tolérants ». L'étude des réseaux sociaux dans ce cas prouve que la méthodologie d'analyse permet de détecter des différences subtiles concernant l'organisation sociale du groupe, ce qui pourrait être utile dans la construction de nos triades. En pratique, il est impossible de réaliser une analyse du réseau social des kéas de la volière à proprement parler (Altmann, 1974), étant donné que pour le moment, certains individus (Li et Ho) restent artificiellement séparés en permanence (voir Première partie, II.7.1.)

Nous avons remarqué avec nos résultats de la méthode 1 (voir figures 23 et 24), que l'agressivité est nulle chez les deux dyades (Ke et Pi ; Ke et Co) testées. Cependant, nous ne pouvons pas conclure si ceci est dû uniquement à la méthode 1 (les partenaires seraient plus rapides à comprendre l'exercice, et donc plus efficaces, d'où des essais qui durent peu de temps, réduisant la probabilité d'interagir de manière agressive) ou aux types de dyades testées avec cette méthode (un couple reproducteur et une relation affiliative\* égalitaire). Outre l'hypothèse de la tolérance, il

serait intéressant de tester également l'hypothèse de la **synchronisation** (Emery *et al.*, 2007) chez les corbeaux freux (*Corvus monedula*), espèce monogame, pour laquelle les individus en couple deviennent au fil du temps coordonnés dans leur comportement. Les kéas sont également monogames. On peut se demander si les couples reproducteurs sont mieux synchronisés et donc plus efficaces que les autres lors de l'exercice.

#### 4. Conception non optimale de l'appareil

Dans les expériences individuelles comme dans les situations dyadiques, il a été observé plusieurs fois que l'oiseau continuait à tirer, alors que le plateau était déjà bloqué. Une hypothèse pourrait être que la position dans laquelle se tient l'oiseau pour tirer ne lui permet pas de voir le plateau qui bouge, en effet le rail sur lequel glisse le plateau mobile masque plus ou moins ce dernier. La conception de l'appareil serait ambiguë et donc compliquée pour son utilisateur, du fait d'une position intermédiaire prolongée (voir figure 7) entre la position initiale et la position finale. D'autre part, malgré la méthode 2 que nous avons mise en place, la conception de l'appareil en lui-même ne permet pas une mesure des forces précise, du fait des nombreuses approximations admises. Il serait donc plus judicieux de se contenter des mesures de ratios de durée de traction, comme celles que nous avons présentées dans les résultats (voir figures 23 à 27). Ainsi pour chaque essai, nous avons une idée de celui qui a dépensé le plus d'énergie en tirant.

Enfin, les situations dyadiques nous ont prouvé une forte capacité d'adaptation comportementale des kéas au fonctionnement propre de l'appareil et ce de manière inattendue pour nous. Nous avons répertorié les quelques nouvelles stratégies comportementales exprimées lors de cette exercice en situation dyadique (voir répertoire comportemental des kéas) que nous allons illustrer en détails ci-après : ***scrounging***, ***bill on the platform***, ***waiting out of view from partner***. Cet appareil, du fait de la flexibilité comportementale qu'il autorise, contribue à créer une situation de compétition (dans le partage de la récompense) au lieu de favoriser la coopération (Melis *et al.*, 2006).

Le ***scrounging*** (le chapardage) est un comportement observé au sein d'un groupe d'individus, lorsqu'il y a une compétition pour une ressource alimentaire rare (Davies *et al.* 2012). Dans la nature, les « *scroungers* » (chapardeurs, ceux qui volent la nourriture aux producteurs) s'opposent aux « *producers* » (producteurs, ceux qui trouvent la nourriture). Du fait d'une séparation spatio-temporelle quasi-inexistante entre les événements « plateau bloqué » et « manger la récompense », ce comportement de ***scrounging*** est autorisé lors de l'exercice (voir figure 29) : l'individu qui ne tire pas peut commencer à manger alors que son partenaire tire encore. Le chapardage a été observé dans toutes les situations dyadiques indifféremment de la méthode et du rang hiérarchique des individus. Pour éviter ce genre de situations, il suffirait de placer une vitre de Plexiglas supplémentaire en avant de l'endroit où le plateau se bloque, ainsi les deux événements « plateau bloqué » (devant la nouvelle vitre) et « manger la récompense » (derrière la nouvelle vitre) se réaliseraient à deux endroits et moments différents.

**FIGURE 29 PHOTOGRAPHIE DU COMPORTEMENT DE *SCROUNGING***



Le comportement *bill on the platform* est un nouveau comportement, propre à l'expérience, et s'apparenterait plutôt au même comportement de type « manipulation sociale » ou de coercition\*, déjà observé chez des kéas captifs (Tebbich *et al.* 1996). En effet, ce comportement consistant à poser le bec sur le plateau en attendant que le partenaire tire a le plus souvent été réalisé par le dominant de la dyade (Jo ou Fr, voir figure 30) et est souvent associé à des agressions fréquentes et facilite le comportement de *scrounging*. Il serait intéressant de lier la fréquence de ce comportement avec le différentiel hiérarchique qu'il y a entre les deux partenaires. De même, ce comportement pourrait être évité par la présence d'une nouvelle vitre en Plexiglas.

**FIGURE 30 PHOTOGRAPHIE DU COMPORTEMENT *BILL ON THE PLATFORM***



Enfin, le dominé de la dyade a souvent adopté une stratégie novatrice, celle d'attendre hors de la vue de son partenaire : pour cela, il attend sur le « toit » de la boîte en bois, et revient sur le « plancher » de la boîte, soit au moment où le plateau se bloque, soit juste avant, ce qui lui permet d'être parfois, à son tour le « *scrounger* » (voir figure 31).

**FIGURE 31 PHOTOGRAPHIE DU COMPORTEMENT DE « WAITING OUT OF VIEW FROM PARTNER »**



Tous ces comportements sont renforcés par la récompense délivrée à chaque essai, alors que les comportements de **synchronisation** (donc de coopération) que nous cherchons à étudier ne sont pas encouragés (voir tableau 4), et n'ont d'ailleurs été observés plusieurs essais d'affilée que pour les couples et la dyade égalitaire affiliative\* (Li et Ho, Ke et Co, Ke et Pi). Le même constat a été fait pour l'étude sur la tâche coopérative chez les chimpanzés (Melis *et al.*, 2006) : la situation artificielle créée par l'appareil inhibe le phénomène de coopération en faveur de la compétition, alors que cette espèce est reconnue pour ses capacités de coopération dans la nature, notamment pour une chasse coopérative\* élaborée.

Un dernier aspect problématique du répertoire comportemental, propre aux kéas, est que certains comportements sociaux impliquent la manipulation d'objets plus ou moins lourds, tels que le « *skill display* » (voir répertoire comportemental des kéas) interprété comme un comportement plutôt agonistique\* qui consiste à envoyer ces objets de manière répétée devant un spectateur. Or nous nous sommes demandé si cela pouvait expliquer le fait que Jo tire et bloque le plateau beaucoup plus souvent lorsqu'il est avec Wy (femelle qui est devenue territoriale au même endroit où John est le plus souvent au repos) que lorsqu'il est avec Pa (voir figures 25 et 26). En fait, l'appareil manipulé peut être également considéré comme un objet qui peut être utilisé pour alimenter ce genre de comportements agonistiques\* impliquant des objets. Ce comportement doit être réalisé pour intimider le spectateur, mais dans ce cas, il se pourrait que ce comportement s'apparente à une sorte de parade nuptiale.

## **5. Proposition de changements dans le protocole**

Nous pensons qu'il serait pertinent d'intégrer les temps d'attente dans la mesure des « coûts ». En effet nos résultats de ratios d'attente individuels montrent un certain effet bénéfique d'attendre que le partenaire tire seul, puisque les ratios de récompense obtenue ont tendance à être en faveur de celui qui a le plus attendu. L'importance du délai d'attente a déjà été montrée chez de nombreuses espèces de primates (Dufour *et al.*, 2007 ; Pelé *et al.*, 2010a, 2010b), et récemment chez les oiseaux (corneille noire et grand corbeau : Dufour *et al.*, 2012 ; kéa : Amann *et al.*, données non publiées) qui sont souvent le reflet d'un contrôle de soi important. Il est d'autant plus légitime de s'y intéresser chez le kéa qui est reconnu pour être un extracteur\*, c'est-à-dire, un individu qui prend beaucoup de temps à manipuler et explorer les enveloppes ou coques qui protègent un fruit par exemple, afin d'en extraire sa nourriture (Huber et Gajdon, 2006).

## CONCLUSION

Par cette étude, nous avons contribué à la mise en place d'un protocole fiable pour mesurer les forces investies dans la tâche coopérative entre les partenaires d'une dyade. Cependant, nous avons été confrontés à de nombreuses limites imprévues (refus de participer aux expériences, failles dans le fonctionnement de l'appareil), qui nous ont permis de nous rendre compte de l'importance des variations inter-individuelles en termes de motivation et de performance. De plus, nous nous demandons comment définir le terme de « stabilité » des résultats dyadiques dont nous aurons besoin plus tard, pour commencer à tester les triades. Nous devons réfléchir à un moyen d'atteindre cette stabilité, et surtout être conscient qu'il est nécessaire d'avoir une meilleure connaissance des relations sociales et des biais qui en découlent pour une réalisation optimale de l'exercice. En outre, certaines failles de l'appareil peuvent être résolues simplement. Par exemple, l'ajout d'une vitre en Plexiglas en avant du plateau, pourrait limiter certains comportements transformant l'exercice coopératif en compétition. Enfin, nous proposons de tester deux théories subsidiaires pour les dyades uniquement, celle de la tolérance (coopération facilitée pour les dyades à haut niveau de tolérance), et celle de la **synchronisation** (efficacité des couples reproducteurs).

Nous avons à présent une idée plus claire de l'éventail de comportements possibles liés à la nouvelle situation dyadique, et il paraît nécessaire de n'effectuer à l'avenir les expérimentations qu'en dehors de la période de reproduction. On peut également s'attendre à de nouveaux comportements en situation triadique.

Ultérieurement, il est prévu de tester cette théorie du marché biologique sur des corvidés. Or, ces espèces ont des différences subtiles dans leur système d'organisation et d'appariement avec ceux des kéas. Il serait intéressant de comparer les données obtenues sur les kéas avec celle des corvidés, et d'étudier si les liens sociaux influeraient sur les résultats concernant cette tâche coopérative.



# BIBLIOGRAPHIE

- ADAM TC. Competition encourages cooperation: client fish receive higher-quality service when cleaner fish compete. *Anim Behav.* 2010, **79**, 1183–1189.
- ALTMANN J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 1974, **49**, 227–266.
- APICELLA CL, MARLOWE FW, FOWLER JH, CHRISTAKIS NA, MANUSCRIPT A. Social networks and cooperation in hunter-gatherers. *Nature* 2012, **481**, 497–501.
- AUERSPERG AMI, GAJDON GK, HUBER L. Kea (*Nestor notabilis*), produce dynamic relationships between objects in a second-order tool use task. *Anim Behav.* 2010, **80**, 783–789.
- AUERSPERG AMI, BAYERN AMP VON, GAJDON GK, HUBER L, KACELNIK A. Flexibility in problem solving and tool use of kea and New Caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS One.* 2011, **6**, 20-23.
- AXELROD R. The evolution of cooperation. *Science* 1984, **211**, 1390–1396.
- BARRETT L, HENZI SP, WEINGRILL T, LYCETT JE, HILL RA. Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proc R Soc B Biol Sci.* 1999, **266**, 665.
- BARRETT L, GAYNOR D, HENZI SP. A dynamic interaction between aggression and grooming reciprocity among female Chacma Baboons. *Anim Behav.* 2002, **63**, 1047–1053.
- BEDNARZ JC. Cooperative Hunting Harris' Hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Science* 1988, **239**, 1525–1527.
- BEGGS W, MANKELOW S. Kea (*Nestor notabilis*) make meals of mice (*Mus musculus*). *Notornis* 2002, **49**:50.
- BOESCH C. Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Anim Behav.* 1994, **48**, 653 – 667.
- BOND A, DIAMOND J. Geographic and ontogenetic variation in the contact calls of the kea (*Nestor notabilis*). *Behaviour* 2005, **142**, 1–20.
- BOND AB, DIAMOND J, WILSON K. Sexual Dimorphism in the Kea *Nestor notabilis* Sexual Dimorphism in the Kea (*Nestor notabilis*). *Pap. in Behav. and Bio. Sc.*, 1991, **47**, 12-19
- BSHARY R. The cleaner fish market. *Economics in Nature: Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets.* 2001, 146–172.

- BSHARY R, GRUTTER AS. Experimental evidence that partner choice is a driving force in the payoff distribution among cooperators or mutualists: the cleaner fish case. *Ecol Lett* 2002, **5**, 130–136.
- BSHARY R, NOË R. Biological Markets :the Ubiquitous Influence of Partner Choice on the Dynamics of Cleaner. *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. 2003, 167–184.
- BULL JJ, RICE WR. Distinguishing mechanisms for the evolution of co-operation. *J Theor Biol* 1991, **149**, 63–74.
- BURT DB, PETERSON A T. Biology of cooperative-breeding scrub jays (*Aphelocoma coerulescens* ) of Oaxaca, Mexico. *The Auk* 1993, **110**, 207–214.
- CAMPBELL BA. Feeding habits of the kea in the Routeburn Basin. *Unpublished thesis, University of Otago, Dunedin*.1976.
- CHANCELLOR RL, ISBELL L. Female grooming markets in a population of gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behav Ecol*. 2008, **20**, 79–86.
- CLARKE C. Observations on population, movements and food of the kea (*Nestor notabilis*). *Notornis* 1970, **17**, 105–114.
- CLUTTON-BROCK TH, PARKER GA. Punishment in animal societies. *Nature* 1995, **373**, 209–216.
- COWDEN CC, PETERSON CJ. A multi-mutualist simulation: Applying biological market models to diverse mycorrhizal communities. *Ecol Modell*. 2009, **220**, 1522–1533.
- DANCHIN E, GIRALDEAU L-A, CÉZILLY F. *Ecologie Comportementale*. 2005.
- DARWIN C. *On the Origin of the Species*. 1859.
- DARWIN C. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*.1871.
- DAVIES NB, KREBS JR, WEST S. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 2012, **4**.
- DAWKINS R. *The Selfish Gene*. 1976.
- DIAMOND J, BOND AB. Kea, *Bird of Paradox: The Evolution and Behavior of a New Zealand Parrot*. 1999, **124**, 143.
- DIAMOND J, BOND AB. Social Behavior and the Ontogeny of Foraging in the Kea (*Nestor notabilis*). *Ethology* 2010, **88**, 128–144.
- DREA CM, CARTER AN. Cooperative problem solving in a social carnivore. *Anim Behav* 2009, **78**, 967–977.

- DUFOUR V, PELÉ M, STERCK EHM, THIERRY B. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) anticipation of food return: coping with waiting time in an exchange task. *J Comp Psychol.* 2007, **121**, 145–155.
- DUFOUR V, WASCHER C A F, BRAUN A, MILLER R, BUGNYAR T. Corvids can decide if a future exchange is worth waiting for. *Biol Lett.* 2012, **8**, 201–204.
- DUSSEX N. Conservation Genetics of the Kea (*Nestor notabilis*). *Doctoral dissertation, University of Otago.* 2013.
- ELLIOTT BG, KEMP J. Conservation ecology of kea (*Nestor notabilis*). *WWF-NZ Final Report Conservation*, 1999.
- EMERY NJ. Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2006, **361**, 23–43.
- EMERY NJ, CLAYTON NS. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* 2004, **306**, 1903–1907.
- EMERY NJ, SEED AM, BAYERN AMP VON, CLAYTON NS. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2007, **362**, 489–505.
- FISHER RA. The Genetical Theory of Natural Selection. *Genetics* 1930, **154**, 272.
- FOSTER KR, KOKKO H. Cheating can stabilize cooperation in mutualisms. *Proc Biol Sci* 2006, **273**, 2233–2239.
- FRUTEAU C, VOELKL B, DAMME E VAN, NOË R. Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *PNAS.* 2009, **106**, 12007–12012.
- GAJDON GK, FIJN N, HUBER L. Testing social learning in a wild mountain parrot, the kea (*Nestor notabilis*). *Learn Behav a Psychon Soc Publ.* 2004, **32**, 62–71.
- GAJDON GK, FIJN N, HUBER L. Limited spread of innovation in a wild parrot, the kea (*Nestor notabilis*). *Anim Cogn.* 2006, **9**, 173–181.
- GAJDON G, AMANN L, HUBER L. Keas Rely on Social Information in a Tool Use Task but Abandon it in Favour of Overt Exploration. *Interact Stud.* 2011, **12**, 304–323.
- GIBSON RM, LANGEN TA. How do animals choose their mates? *Trends Ecol Evol.* 1996, **11**, 468–470.
- GREENE E, LYON BE, MUEHTER VR, RATCLIFFE L, OLIVER SJ, BOAG PT. Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird. *Nature* 2000, **407**, 1000–1003.
- GUMERT MD. Grooming and Infant Handling Interchange in *Macaca fascicularis*: The Relationship Between Infant Supply and Grooming Payment. *Int J Primatol.* 2007a, **28**, 1059–1074.

- GUMERT MD. Payment for sex in a macaque mating market. *Anim Behav.* 2007b, **74**, 1655–1667.
- HAMILTON WD. The genetical evolution of social behavior. *J Theor Biol.* 1964, **1**, 1–16.
- HAMMERSTEIN P. What Is Evolutionary Game Theory? *Game theory and animal behavior.* 1998, 3–15.
- HAMMERSTEIN P, SELTEN R. Game theory and evolutionary biology. *Handbook of game theory with economic applications.* 1994, 929–993.
- HARE B, MELIS AP, WOODS V, HASTINGS S, WRANGHAM R. Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Curr Biol.* 2007, **17**, 619–623.
- HENZI SP, BARRETT L. Infants as a commodity in a baboon market. *Anim Behav.* 2002, **63**, 915–921.
- HUBER L, GAJDON GK, FEDERSPIEL I, WERDENICH D. Cooperation in keas: Social and cognitive factors. *Origin of Social Mind* 2008, 99–119.
- HUBER L, GAJDON GK. Technical intelligence in animals: the kea model. *Anim Cogn.* 2006, **9**, 295–305.
- HUBER L, RECHBERGER S, TABORSKY M. Social learning affects object exploration and manipulation in keas (*Nestor notabilis*). *Anim Behav.* 2001, **62**, 945–954.
- IWANIUK AN, DEAN KM, NELSON JE. Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (psittaciformes): comparisons with other birds and primates. *Brain Behav Evol.* 2005, **65**, 40–59.
- JACKSON JR. Life of the kea. *Canterbury mountaineer*, 1962, **31**, 120–123.
- JOHNSTONE R A, BSHARY R. Mutualism, market effects and partner control. *J Evol Biol.* 2008, **21**, 879–888.
- KOKKO H, JOHNSTONE RA, CLUTTON-BROCK TH. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc Biol Sci.* 2001, **268**, 187–196.
- KOYAMA NF, CAWS C, AURELI F. Supply and demand predict male grooming of swollen females in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Anim Behav.* 2012, **84**, 1419–1425.
- KUTSUKAKE N, CLUTTON-BROCK TH. The number of subordinates moderates intrasexual competition among males in cooperatively breeding meerkats. *Proc Biol Sci.* 2008, **275**, 209–216.
- LUKAS D, CLUTTON-BROCK T. Life histories and the evolution of cooperative breeding in mammals. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2012, **279**, 4065–4070.

- MAYNARD SMITH J. Group Selection and Kin Selection. *Nature* 1964, **201**, 1145–1147.
- MELIS AP, HARE B, TOMASELLO M. Engineering cooperation in chimpanzees: tolerance constraints on cooperation. *Anim Behav.* 2006, **72**, 275–286.
- METZ M, KLUMP GM, FRIEDL TWP. Temporal changes in demand for and supply of nests in red bishops (*Euplectes orix*): dynamics of a biological market. *Behav Ecol Sociobiol.* 2007, **61**, 1369–1381.
- MILINSKI M. Tit-for-Tat in sticklebacks and the evolution of cooperation. *Nature* 1987, **325**, 433–435.
- NARUM SR. Beyond Bonferroni: Less conservative analyses for conservation genetics. *Conserv Genet.* 2006, **7**, 783–787.
- NEUMANN J VON, MORGENSTERN O. Theory of Games and Economic Behavior. *Princet Univ Press.* 1944, **2**, 625.
- NOË R. Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. *Coalitions and alliances in humans and other animals*, 1992, 285–321.
- NOË R. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Anim Behav.* 2006, **71**, 1–18.
- NOË, R., VAN SCHAİK CP & VAN HOOFF, JARAM. The market effect: an explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. *Ethology* 1991, **87**, 97–118.
- NOË R, HAMMERSTEIN P. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behav Ecol Sociobiol.* 1994, 1–11
- NOË R, HAMMERSTEIN P. Biological markets. *Trends Ecol Evol.* 1995, **10**, 336–339.
- NOË R, VOELKL B. Cooperation and Biological Markets : the Power of Partner Choice. *Cooperation and Its Evolution* 2013, 131–151.
- NOWAK MA. Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 2006, **314**, 1560–1563.
- ORR-WALKER T, GAJDON GK, ROBERTS L. Coping with female aggression – adaptive husbandry of captive kea at Vienna University. *News! Kea Conserv Trust* 2013, **7**, 6–7.
- PACKER C, RUTTAN L. The Evolution of Cooperative Hunting. *Am Nat* 1988, **132**, 159.
- PELÉ M, DUFOUR V, MICHELETTA J, THIERRY B. Long-tailed macaques display unexpected waiting abilities in exchange tasks. *Anim Cogn.* 2010a, **13**, 263–271.

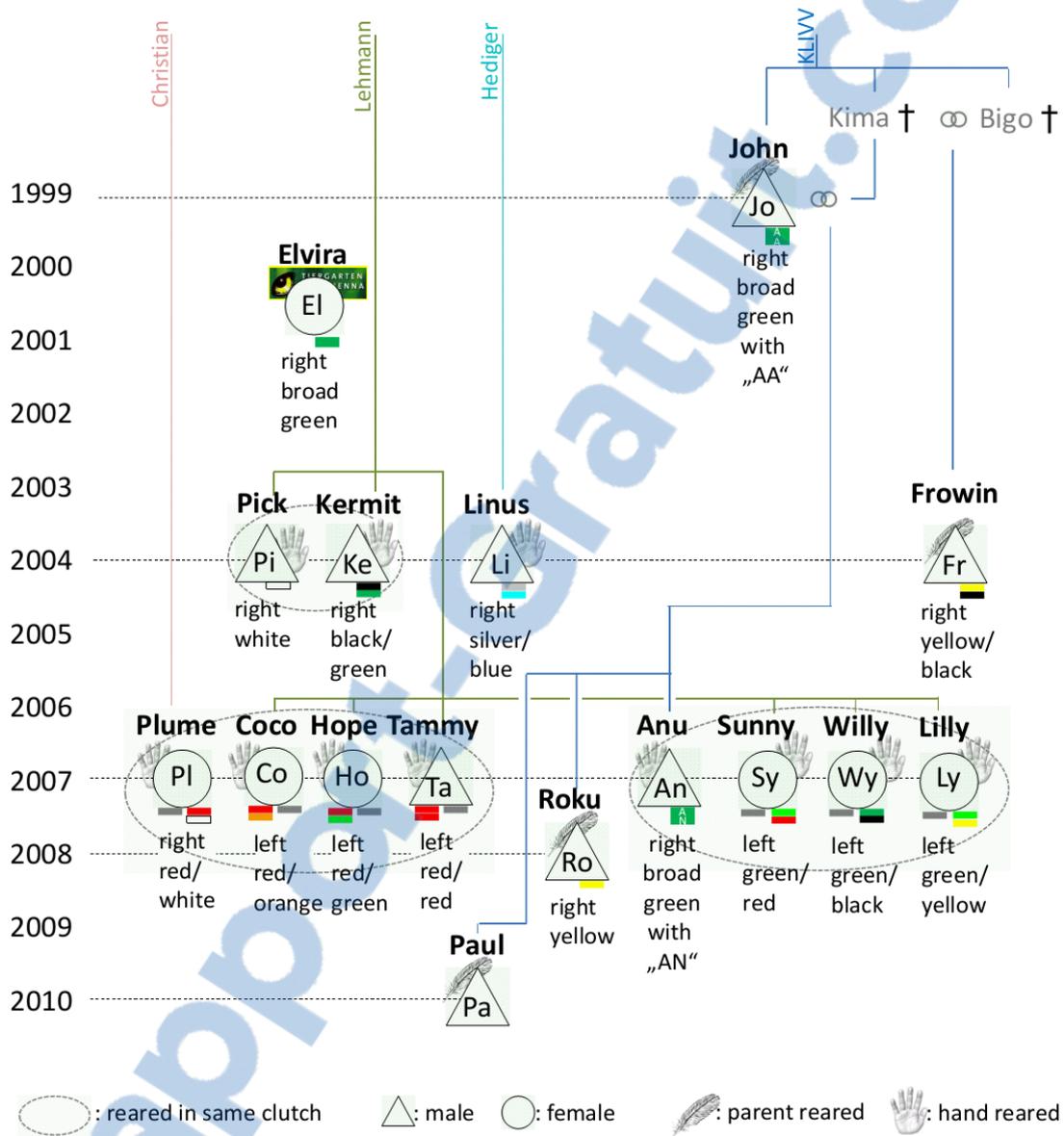
- PELÉ M, MICHELETTA J, UHLRICH P, THIERRY B, DUFOUR V. Delay Maintenance in Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*) and Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Int J Primatol.* 2010b, **32**, 149–166.
- PEPPERBERG IM. Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots. *Curr Dir Psychol Sci.* 2002, **11**, 83–87.
- PETIT O, DESPORTES C, THIERRY B. Differential probability of “coproduction” in two species of macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology* 1992, **90**, 107–120.
- PORT M, CLOUGH D, KAPPELER PM. Market effects offset the reciprocation of grooming in free-ranging redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *Anim Behav.* 2009, **77**, 29–36.
- SCHEID C, SCHMIDT J, NOË R. Distinct patterns of food offering and co-feeding in rooks. *Anim Behav.* 2008, **76**, 1701–1707.
- SCHMIDT J, SCHEID C, KOTRSCHAL K, BUGNYAR T, SCHLOEGL C. Gaze direction - a cue for hidden food in rooks (*Corvus frugilegus*)? *Behav Processes* 2011, **88**, 88–93.
- SCOTT J, FREDERICSON E. The Causes of Fighting in Mice and Rats. *Physiol Zool.* 1951, **24**, 273–309.
- SEED AM, CLAYTON NS, EMERY NJ. Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proc Biol Sci.* 2008, **275**, 1421–1429.
- SIMMS EL, TAYLOR DL, POVICH J, SHEFFERSON RP, SACHS JL, URBINA M, TAUSCZIK Y. An empirical test of partner choice mechanisms in a wild legume-rhizobium interaction. *Proc Biol Sci.* 2006, **273**, 77–81.
- SIMMS EL, TAYLOR DL. Partner choice in nitrogen-fixation mutualisms of legumes and rhizobia. *Integr Comp Biol.* 2002, **42**, 369–380.
- STACEY PB, KOENIG WD. *Cooperative Breeding in Birds.* 1990, 644 p.
- STANDER PE. Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behav Ecol Sociobiol* 1992, **29**, 445-454.
- SUEUR C, PETIT O, MARCO A. DE, JACOBS A. T, WATANABE K, THIERRY B. A comparative network analysis of social style in macaques. *Anim Behav.* 2011, **82**, 845–852.
- TEBBICH S, TABORSKY M, WINKLER H. Social manipulation causes cooperation in keas. *Anim Behav.* 1996, **52**, 1–10.
- TEBBICH S, BSHARY R, GRUTTER AS. Cleaner fish *Labroides dimidiatus* recognise familiar clients. *Anim Cogn.* 2002, **5**, 139–145.

- THIERRY B. Patterns of agonistic interactions in three species of macaque (*Macaca mulatta*, *M fascicularis*, *M tonkeana*). *Aggress Behav.* 1985, **11**, 223–233.
- TINBERGEN N. On aims and methods of ethology. *Z Tierpsychol.* 1963, **20**, 410–433.
- TRIVERS RL. The Evolution of Reciprocal Altruism. *Q Rev Biol.* 1971, **46**, 35.
- TRIVERS RL. Parent-offspring conflict. *Am Zool.* 1974, **14**, 249–264.
- VENTURA R, MAJOLO B, KOYAMA NF, HARDIE S, SCHINO G. Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. *Am J Primatol.* 2006, **68**, 1138–1149.
- VOELKL B, KASPER C. Social structure of primate interaction networks facilitates the emergence of cooperation. *Biol Lett.* 2009, **5**, 462–464.
- de VRIES, H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 1995, **50**, 1375–1389.
- de VRIES H. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim. Behav.* 1998, **55**, 827–843.
- de VRIES H., NETTO WJ, HANEGRAAF PLH. Matman: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour* 1993, **125**, 157–175.
- de WAAL FB. The Chimpanzee's service economy: Food for grooming. *Evol Hum Behav* 1997, **18**, 375–386.
- de WAAL FB, BERGER ML. Payment for labour in monkeys. *Nature* 2000, **404**, 563.
- WATERHOUSE DM. Parrots in a nutshell: the fossil record of Psittaciformes (Aves). *Hist Biol.* 2006, **18**, 227–238.
- WERDENICH D, HUBER L. Social factors determine cooperation in marmosets. *Anim Behav.* 2002, **64**, 771–781.
- WERDENICH D, HUBER L. A case of quick problem solving in birds: string pulling in keas (*Nestor notabilis*). *Anim Behav.* 2006, **71**, 855–863.
- WERDENICH D. Technical and social intelligence in keas (*Nestor notabilis*) exemplified in problem-solving and cooperation tasks. *Doctoral dissertation Thesis, University of Vienna.* 2006
- WEST S A, GRIFFIN A S, GARDNER A. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evol Biol.* 2007, **20**, 415–432.
- WILKINSON GS. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* 1984, **308**, 181–184.



# ANNEXE 1 : LISTE DES KÉAS DE LA VOLIÈRE

(Généalogie, élevage à la main ou par les parents, naissance, sexe)



## ANNEXE 2 : DÉPLACEMENTS DEPUIS DÉCEMBRE 2012

Initiateur	Receveur																déplace
	An	Co	El	Fr	Ho	Jo	Ke	Li	Ly	Pa	Pi	Pl	Ro	Sy	Ta	Wy	
An							1				2	3		1			7
Co	2			4	1	3			8	11	1	9	10	6	3	5	63
El																	0
Fr	4	1	1				2	1	3	13	5	2	1	3		4	40
Ho	7	14		1		3	6	1	5	5	2	5	16		3		68
Jo	7	3	1	12			3		10	16	8	4	8	6	3	8	89
Ke	1							1								1	3
Li		2			1		1		3	2	2		1	3	1		16
Ly	1											1	1			1	4
Pa	6		1				1		14			5	6		1	20	54
Pi	2	4	2				1		8	19		2	10	12	2	7	69
Pl										1					1		2
Ro	4	1	1	2	1				1	1		1		2	1	5	20
Sy	6	1	6						2	10	1	1	3			4	34
Ta	1		1						2	3		3	4	3		2	19
Wy	14		2						1	2	8	1	3	19	2		52
<b>a été déplacé</b>	<b>55</b>	<b>26</b>	<b>15</b>	<b>19</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>15</b>	<b>3</b>	<b>57</b>	<b>83</b>	<b>29</b>	<b>37</b>	<b>63</b>	<b>55</b>	<b>17</b>	<b>57</b>	<b>540</b>

# ANNEXE 3 : RÉPERTOIRE COMPORTEMENTAL DES KÉAS

(spécifique à la station d'Haidlhof, extraits)

*Tous les termes se reportant au répertoire comportemental spécifique des kéas sont indiqués en gras dans le texte.*

## 1. Méthode de mesure des comportements

**Protocole social** : terme utilisé dans la station d'Haidlhof. C'est une méthode de mesure des comportements, qui résulte d'un mélange entre les différentes méthodes d'échantillonnage (décrites dans le lexique) :

- par individu : focale de deux minutes sur chaque individu du groupe dans un ordre aléatoire,
- instantané : pendant la focale, description du comportement de cet individu et identification de son *nearest neighbour*\*, toutes les 30 secondes,
- ad libitum : dès qu'une interaction sociale est observée, elle est notée.

Le protocole est qualifié de « social » car il est sous-entendu que le couple Linus et Hope sont « en excursion » (voir détails ci-dessous), ce qui occasionne de nombreuses interactions sociales au sein du groupe en général. Au final, les données sociales obtenues sont nombreuses.

### Fréquence des protocoles sociaux :

*Chaque membre (sept personnes) de l'équipe doit réaliser au moins un protocole (durée d'une heure environ) par semaine comprenant souvent une « excursion » du couple Linus et Hope (isolés le reste du temps en « RO », voir Figure 4) en vue de les réintégrer au groupe (voir Première partie, II.8.2.). Dans ce cas, le couple Kermit et Coco devaient être séparés du groupe (en « PS », voir Figure 4) à cause de combats occasionnés par Linus contre Kermit et Coco. Les étudiants ainsi que les animaliers doivent s'assurer que le couple sorte au moins une fois tous les deux jours. Ma contribution a été de faire au moins deux protocoles par semaine.*

## 2. Description de quelques comportements sociaux

(habituellement observés en volière)

*Les descriptions sont celles du répertoire comportemental réalisé en interne par des scientifiques de la station (Martin Schlumpp et Gyula Gajdon).*

On notera que la manipulation d'objets chez les kéas est omniprésente, même lorsqu'il s'agit d'interactions sociales.

### **Comportements affiliatifs :**

***Allofeeding*** : comportement de nourrissage (régurgitation) d'un autre individu.

***Allopreening*** : comportement de toilettage (voir lexique : *Grooming*) d'un autre individu.

***Fun fight*** : un individu a un contact corporel prolongé avec un autre individu et chacun se tient soit par le bec, soit par les pieds. Parfois ce comportement est accompagné de sautilllements. D'autres comportements de jeux s'enchainent souvent.

***Toss up*** : comportement de manipulation d'objets, où l'individu lance plusieurs fois un objet au-dessus de lui-même. Ce comportement est souvent suivi d'une interaction de jeux avec l'individu qui l'observe.

***Tussle play*** : comportement de jeux le plus connu chez le kέα où l'individu se met sur le dos et déploie ses ailes, puis joue, pieds tendus, soit avec un individu où chacun essaie d'attraper l'autre avec ses pieds ; soit avec un objet qu'il manipule en l'air.

***Nest display*** : un individu prend du matériel à nid (branches, brindilles,...) et le porte jusque dans le nichoir d'une hutte, en général devant un individu spectateur (souvent le futur partenaire sexuel).

### **Comportements agonistiques :**

***Bill locking*** : un individu attrape le culmen (bec supérieur) d'un autre individu, le tourne et le presse en utilisant son propre poids pour faire un effet de levier.

***Chasing*** : un individu poursuit un autre individu après l'avoir déplacé.

***Fight*** : un individu a un contact corporel prolongé avec un autre individu et chacun se tient soit par le bec, soit par les pieds. Les deux se bousculent à l'aide de leurs ailes. D'autres comportements agonistiques s'enchainent ensuite.

***Scurry*** : un individu copie exactement les mouvements d'un autre individu. Puisque ce comportement est symétrique, il en résulte que les deux individus sont très proches (allant parfois jusqu'au contact) et se suivent exactement. Ce comportement s'accompagne souvent de vocalisations de menace et de *skill display*.

***Skill display*** : comportement de manipulation d'objets où soit l'individu lance plusieurs fois un objet (en général volumineux) devant lui ; soit il utilise son bec pour abimer un objet massif (en général une planche de bois). Il est souvent observé dans le contexte du *scurry*.

***Stare down*** : un individu regarde un autre individu en face, les deux individus restent alors immobiles, et cela peut durer plusieurs secondes.

***Wing display with wristle*** : un individu siffle en se mettant en face ou à côté d'un autre individu puis il écarte légèrement ses ailes.

***Wiremesh display*** : c'est une variante du *skill display* qui implique la présence d'un grillage. Un individu est positionné devant le grillage, contre lequel il lance des objets, ou utilise son bec pour manipuler le grillage. De l'autre côté du grillage se tient un autre individu, en face de lui. D'autres comportements agonistiques sont ensuite enchaînés.

### **3. Description de comportements spécifiques apparus au cours de l'expérience**

(quantifiés lors du codage des vidéos)

***Bill threatening*** : un individu pose son bec sur le plateau contenant la récompense, ou au niveau du grillage, puis essaye d'attraper le bec de son partenaire, dès qu'il s'en approche.

***Bill on the platform*** : un individu pose son bec sur le plateau (mobile ou immobile) contenant la récompense (voir Figure 30).

***Ring in the bill*** : un individu prend l'anneau dans son bec, mais ne tire pas. Ce comportement est inclus dans l'exploration.

**Essai réussi** : un (ou deux) individu a tiré le plateau jusqu'en position bloquée.

**Exploration** : un individu manipule des objets ou va s'approvisionner dans le compartiment, pendant l'expérience, alors que l'essai n'est pas encore réussi.

***Scrounging*** : littéralement, chapardage, c'est-à-dire, un individu (*scrounger*) commence à manger les récompenses alors que le partenaire (*producer*) est en train de tirer (*producing*) le plateau mobile et que celui-ci n'est pas encore en position bloquée (voir Figure 29).

**Synchronisation** : les deux partenaires tirent ensemble, de manière coordonnée.

***Waiting out of view from partner*** : un individu attend sans tirer, en général sur le couvercle de la boîte, hors de la vue de son partenaire qui se tient sur le « plancher » de la boîte (voir Figure 31).



# THÉORIE DU MARCHÉ BIOLOGIQUE : ÉTUDE PRÉLIMINAIRE CHEZ LES KÉAS (*Nestor notabilis*)

**GOURSOT Charlotte**

## **Résumé :**

La théorie du « marché biologique » procure un cadre conceptuel pour comprendre l'évolution de la coopération, en particulier entre les individus non apparentés. La « sélection de marché » pourrait expliquer ce phénomène, et le mécanisme du choix du partenaire serait un moteur qui faciliterait cette sélection.

Pour étayer cette hypothèse, R. Noë et collègues ont imaginé un nouveau modèle expérimental, où il s'agit d'étudier l'influence du choix du partenaire dans un exercice de coopération chez des perroquets de Nouvelle-Zélande : les kéas (*Nestor notabilis*). Pour ce faire, nous avons entraîné les kéas à utiliser un appareil leur permettant de partager une récompense commune (« bénéfices reçus ») s'ils utilisent une certaine force de traction (« coûts investis »). Après avoir été testé successivement avec deux partenaires différents (situations dyadiques), le sujet devient le « monopoliste » quand il se retrouve en situation triadique : il a le choix entre ses deux anciens partenaires. L'objectif est de savoir si cette situation peut entraîner des modifications dans le taux d'échange des « coûts » et « bénéfices ».

Mon travail (de janvier à mai 2013) a consisté à mettre au point les conditions expérimentales de ce protocole : adapter l'appareil aux kéas, entraîner les animaux individuellement, mettre en place une méthode de mesure des coûts et des bénéfices et tester les premières dyades. Nous avons trouvé qu'il existe une grande variabilité dans la manière de « coopérer » d'une dyade à l'autre, liée en partie au type de dyade. Nous avons aussi proposé quelques modifications sur l'appareil pour mieux standardiser les conditions expérimentales, dans le but de tester les triades ultérieurement.

**Mots clés :** COOPERATION, MARCHÉ BIOLOGIQUE, *NESTOR NOTABILIS*, PSITTACIFORMES, CHOIX DU PARTENAIRE, TRIADES.

## **Jury :**

Président : **Pr.**

Directeur : **Dr. Gilbert, Maître de Conférences à l'ENVA**

Assesseur : **Dr. Arné, Maître de Conférences à l'ENVA**

# **THE BIOLOGICAL MARKET THEORY: A PRELIMINARY STUDY IN KEAS (*Nestor notabilis*)**

**GOURSOT Charlotte**

## **Summary:**

The “Biological Market Theory” provides guidance on understanding the evolution of cooperation, especially between unrelated partners. The “market selection” could explain this phenomenon, and a well-known mechanism driving this selection would be partner choice.

In order to back up this hypothesis R. Noë and colleagues designed a new experimental model: the influence of partner choice which is tested in a cooperation task among captive keas (*Nestor notabilis*), an endemic parrot of New-Zealand. Keas were trained to use tractive force (the “costs”) in an apparatus that permits them to obtain a common reward (the “benefits”). The subject (i.e. the monopolist) after having been tested in dyadic situations with two different partners would have the choice between these two partners in a triadic situation. The aim is to show whether partner choice could induce modifications in the exchange rate of costs and benefits.

My work (from January to May 2013) consisted in finalizing the experimental conditions: adapting the apparatus to keas, training the animals individually, improving the method of measuring the costs and benefits, and testing the first dyads. The preliminary results we obtained suggest that tested keas showed different ways to “cooperate”, partly related to their social relationships, and depending on the particularity of the tested dyads. I proposed some advice in the apparatus designed to better standardize this experiment, in order to continue the experiment and to later test the triads.

**Keywords:** COOPERATION, BIOLOGICAL MARKET, *NESTOR NOTABILIS*, PSITTACIFORMES PARTNER CHOICE, TRIADS.

## **Jury :**

President: **Pr.**

Director: **Dr. Gilbert, Associate Professor at ENVA**

Assessor: **Dr. Arné, Associate Professor at ENVA**