

MODIFICATIONS DU RÉPERTOIRE COMPORTEMENTAL DE *CEBUS APELLA* LORS D'UN CONFLIT MOTIVATIONNEL EN CAPTIVITÉ

[MODIFICATIONS OF THE BEHAVIOUR OF *CEBUS APELLA* DURING
A MOTIVATIONAL CONFLICT IN CAPTIVITY]

Jean-Marc HERPERS, Jacques BRUHUYLER, Eric CHLEIDE & Michel MERCIER

Facultés Notre-Dame de la Paix
Département de Psychologie Animale

Behavioural conflict often occurs in nature, since stimuli linked to different types of motivation are perceived simultaneously by the animal. This conflict is resolved in different ways, i.e., by the inhibition of behaviour, by redirected or displacement activities. A conflict between two motivations, was studied in captivity, with four monkeys *Cebus apella*. This conflict is produced by opposing alimentary motivation and the fear of being enclosed in a limited area (small cages). Starvation gave rise to an increase in locomotor activity and in the search for food. This behaviour which could express the animal's frustration was replaced during the conflict by displacement and redirected activities (scratching). The stereotypies which were already present to a great extent during the observations "control", disappear during the conflict and reappear subsequently to a greater extent, expressing an amplified frustration.

INTRODUCTION

Le conflit motivationnel est très répandu dans le règne animal. Il apparaît dès que des stimuli déclenchant des comportements opposés ou difficilement conciliables sont perçus en même temps par l'individu. L'origine du conflit est donc interne, une inhibition totale ou partielle d'un des deux comportements survenant lorsqu'apparaissent les stimuli déclenchant des motivations opposées ou lorsqu'apparaît un seul stimulus provoquant l'opposition entre deux motivations. Un comportement est donc inhibé suite à la présence de stimuli déclencheurs d'autres comportements (De Lannoy & Feyereisen, 1987; Hinde, 1975).

Cette dimension interne distingue le conflit motivationnel de la frustration. En effet, selon Amsel (1951) et Dantzer (1986), cette dernière résulte d'une impossibilité de réaliser le comportement consommatoire suite à la présence d'un obstacle externe empêchant l'accès au but poursuivi.

Dans la nature, les éthologues ont pu observer différents types de résolution des conflits. La réponse la plus couramment observée est l'inhibition de toutes les réponses sauf une. Par exemple, un conflit entre l'alimentation et la fuite est résolu par la fuite et par l'inhibition

de l'alimentation (De Lannoy & Feyereisen, 1987; Hinde, 1975). Plusieurs autres réponses sont observées: mouvements d'intention (De Lannoy & Feyereisen, 1987; Heymer, 1977), alternance comportementale (Hinde, 1975; Miller, 1959), comportements ambivalents (Adang, 1985; Hinde, 1975; van Hooff, 1962), compromis comportemental (Andrew, 1956; Hinde, 1975), réponses autonomes (De Lannoy & Feyereisen, 1987; Hinde, 1975) et activités redirigées (De Lannoy & Feyereisen, 1987; Rijksen & Herman, 1981). Des activités de déplacement sont également observées. Ce type particulier de comportement est constitué de patterns n'ayant apparemment aucun lien avec les actes qui les précèdent ou qui les suivent (Eibl-Eibesfeldt, 1977; Hinde, 1975; McFarland, 1966). Plusieurs auteurs ont tenté d'expliquer leur genèse. L'hypothèse de l'activation générale (Hull, 1943) est surtout répandue parmi les psychologues tandis que l'hypothèse de l'activation spécifique (Tinbergen, 1951) semble avoir un meilleur appui chez les éthologistes. L'activation spécifique peut s'exprimer de deux manières: d'une part, comme la désinhibition d'un comportement (l'équilibre entre les deux comportements en conflit diminue leur capacité à inhiber un troisième comportement qui peut alors s'exprimer (van Iersel & Bol, 1958)) et d'autre part, comme un changement d'activité, lorsque le comportement en cours n'a pas les résultats attendus. Cela provoque un «glissement» de l'attention vers d'autres stimuli (ceci pouvant survenir pendant un conflit ou lors d'une frustration) (McFarland, 1965). Des réactions autonomes pourraient également expliquer certaines activités de déplacement comme l'épouillage (Hinde, 1975).

Ces différentes activités peuvent apparaître comme des actes isolés, exécutés une seule fois; cependant, elles peuvent aussi se répéter un grand nombre de fois, constituant alors une stéréotypie. Selon Dantzer (1986), une stéréotypie serait une séquence répétitive d'activités consistant en quelques éléments fixes, exécutés à une vitesse plus grande que la normale et dans un ordre très semblable dans les cycles successifs. Les causes des stéréotypies peuvent être ramenées à quelques facteurs importants: frustration et conflit (Dantzer, 1986), restriction motrice (Dantzer, 1986; Goosen, 1982), isolement social complet ou partiel et manque de stimulations sensorielles (Walsh, Bramblett & Alford, 1982; De Lannoy & Feyereisen, 1987). D'après l'étude de Stolba, Baker and Wood-Gush (1983), une des fonctions des stéréotypies semble être d'atteindre l'homéostasie dans l'excitation par un apport sensoriel auto-généré qui compenserait le manque de stimulations externes. Pour

Dantzer (1986), elles ont une fonction compensatoire et de relaxation (libération des tensions et des frustrations).

Ces réponses au conflit et à la frustration sont observées en nature mais aussi en captivité. Cette observation en captivité permet d'étudier de façon plus précise quelles sont les causes du déclenchement du conflit ou de la frustration et quelles en sont les manifestations comportementales. C'est dans cette approche complémentaire à l'approche sur le terrain que se situent nos observations.

Le double objectif de cette étude est d'une part, de caractériser en détail le répertoire comportemental du singe *Cebus apella* en situation de captivité et d'autre part, de mesurer les modifications de ce répertoire lors d'un conflit motivationnel entre la prise de nourriture et la tendance à éviter l'enfermement dans un espace trop restreint.

MÉTHODE

Sujets

Quatre singes *Cebus apella* ont été utilisés dans nos expériences (chaque sujet étant observé seul lors des séances expérimentales). Leur poids varie de 3,5 kg à 4,1 kg. Ils sont âgés de 8 à 11 ans, l'intégration au département de psychologie s'étant déroulée en novembre 1983 et août 1984 (provenance: zoo d'Amersfoort, Pays-Bas). Ils sont tenus en animalerie, dans des cages individuelles en acier inoxydable ($0,60 \times 0,60 \times 0,85$ m) équipées d'une mangeoire et d'un distributeur d'eau automatique. Les repas sont distribués matin et soir et sont constitués d'aliments complets et variés (granulés, fruits, pain, ...). Les 4 individus n'ont jamais été soumis à de longues expériences. Les 3 cages d'expérience décrites ci-dessous leur sont cependant familières: chacun des 4 sujets a en effet été transféré pour une durée plus ou moins longue au cours de l'année (quelques jours à quelques semaines) dans ces cages plus spacieuses (sans être soumis à une expérience).

Cage d'expérience

La cage expérimentale ($3,3 \times 1,2 \times 2,4$ m) comprend divers accessoires: pneu, manches en bois, tuyaux, plate-forme (Fig. 1). Cette cage est reliée à 2 cages plus petites (A et B) et peut en être séparée par une grille amovible manipulable à distance. De la nourriture peut être placée dans une mangeoire accrochée à la cage A. Les sujets sont observés au travers d'une vitre sans tain par une seule et même personne.

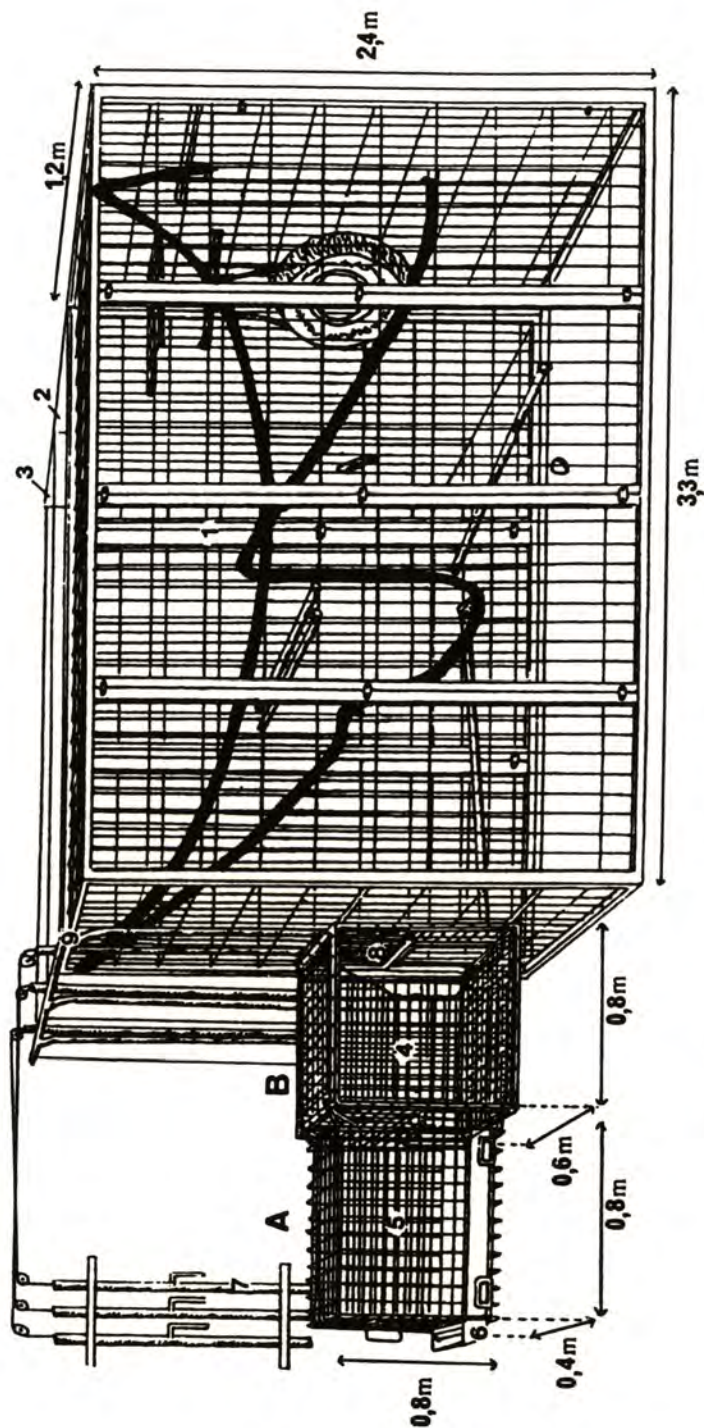


Figure 1. Cages d'expérience. 1. 1^{ère} partie de la grande cage (utilisée pour les expériences). 2. 2^{ème} partie. 3. 3^{ème} partie. 4. 1^{ère} petite cage (cage B). 5. 2^{ème} petite cage munie d'une mangeoire (cage A). 6. Mangeoire. 8. Grille mobile. 9. Distribution d'eau.

Procédure expérimentale

Les sujets ont été observés dans un premier temps en situation de contrôle (1 semaine) et dans un deuxième temps, en situation conflictuelle (3 semaines).

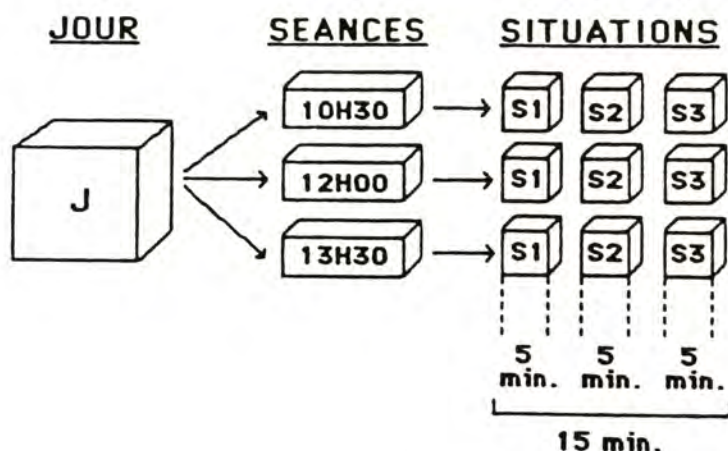
Situation contrôle. Pendant le contrôle, les sujets sont observés chaque jour de la semaine, à 10h30, 12h00 et 13h30. Chaque séance d'observation dure 15 minutes. Les comportements des sujets ainsi que leur localisation dans la cage sont notés grâce à un clavier d'ordinateur; ce clavier est relié à un ordinateur de type PDP 11-23 qui enregistre le comportement ou la localisation et son heure d'émission (ce qui permet le calcul du temps passé dans chaque localisation). Pendant cette semaine d'observation, les sujets sont nourris normalement et n'ont pas de contacts avec l'expérimentateur (Fig. 2).

Situation conflictuelle. Les séances d'observations sont effectuées aux mêmes moments qu'en contrôle mais cette fois, sont divisées en 3 situations différentes (période pré-conflictuelle, conflictuelle et post-conflictuelle). Le conflit consiste en l'opposition de la motivation alimentaire à la crainte de l'enfermement dans un espace restreint (cage A). La motivation alimentaire est suscitée par une maintenance à 90% du poids de l'animal ad libitum (l'animal est pesé quotidiennement). La crainte de l'espace restreint est suscitée par les 2 petites cages et la présence simultanée d'une personne près de celles-ci. Le conflit résulte donc dans le fait que le sujet doit passer par les 2 petites cages pour aller se nourrir. Les 3 situations de 5 minutes chacune se déroulent de la façon suivante (Fig. 2): — La situation 1 est pré-conflictuelle: le sujet est privé de nourriture et n'a pas accès aux petites cages, la grille étant baissée. — La situation 2 est conflictuelle: une personne entre dans la pièce, place de la nourriture dans la mangeoire, relève la grille amovible et reste près des petites cages. Si l'animal rentre dans la cage A endéans les 5 minutes, la grille est refermée et l'observation se termine; le sujet est replacé en animalerie. — La situation 3 est post-conflictuelle: l'animal est observé dans les mêmes conditions qu'en situation 1.

Les comportements et localisations dans la cage ont été notés sur le clavier d'ordinateur à l'aide du code suivant (une définition de ces comportements est donnée pour chacun de ceux-ci):

Comportements dirigés vers l'extérieur:

Q: *Menace*: mimiques faciales (retroussement des lèvres, dents visibles, retrait du scalp, regard fixé sur l'objet de la menace) accompagnées de vocalisations et de mouvements du corps.



	Contrôle			Conflit		
	Situation 1	Situation 2	Situation 3	Situation 1	Situation 2	Situation 3
Présence de nourriture.	*	*	*	0	*	0
Ouverture de la grille.	*	*	*	0	*	0
Présence d'une personne à la grille.	0	0	0	0	*	0
Affaînement avant la séance.	0	0	0	*	*	*

Figure 2. Présentation de la procédure expérimentale. Trois observations se succèdent chaque jour, chaque observation étant subdivisée en 3 situations de 5 minutes. Le déroulement de ces 3 situations est explicité dans le tableau: les étoiles (*) indiquent la réalisation du critère; les zéros (0) indiquent la non réalisation de ce critère.

W: *Vocalisation*: émission orale de sons variables en tonalité, intensité, durée.

E: *Shaking*: agrippement violent à un objet avec secouement de celui-ci.

T: *Exploration orale*: prise de contact avec un objet uniquement au moyen de la gueule.

Y: *Exploration manuelle*: manipulation d'un objet.

Comportements locomoteurs:

A: *Stéréotypie de locomotion*: exécution d'un mouvement répété plusieurs fois de suite au même endroit.

S: *Stéréotypie de geste*: répétition assez rapide d'un mouvement

d'une partie du corps (tête, face, ...) mais sans mouvement général du corps.

D: *Station bipède*: le singe est dressé sur ses pattes postérieures, les pattes antérieures ne touchant pas le substrat.

F: *Saut*: passage rapide d'un endroit à un autre avec perte de contact des 4 membres avec le substrat.

G: *Rotation*: tour unique de l'animal sur lui-même.

Comportements dirigés vers soi:

Z: *Grattement*: frottement répétitif d'une partie du corps avec les membres supérieurs ou inférieurs.

C: *Repli*: l'animal est inactif, assis, le dos courbé, cachant sa tête entre ses membres antérieurs, la queue souvent ramenée vers l'avant, sur les pattes.

B: *Epouillage*: l'animal nettoie son pelage, il tire les poils, mordille sa peau, la frotte avec les mains.

V: *Miroir*: l'animal se regarde assez brièvement dans la vitre sans tain de la cabine d'observation.

Comportements liés au métabolisme:

O: *Alimentation*: ingestion de nourriture.

P: *Comportement dipsique*: prise d'eau.

Les localisations ont été codées par un chiffre (de 0 à 9) ou par des signes dactylographiques (/, .) (Fig. 3). Le test statistique utilisé pour le traitement des données est le test de t de Student par observations paires (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$).

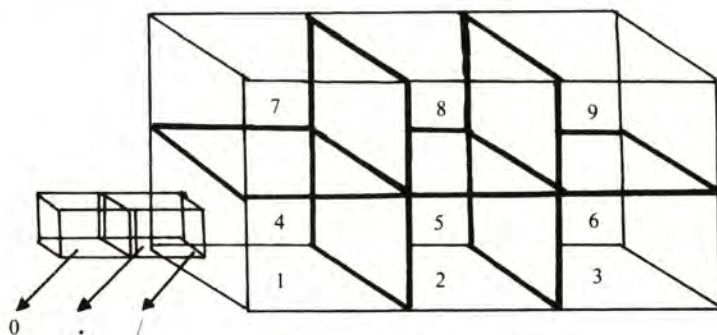


Figure 3. Code utilisé pour la notion des différentes localisations dans la cage au clavier d'ordinateur.

RÉSULTATS

Situation contrôlée

Les comportements en contrôle sont surtout caractérisés par les stéréotypies (Fig. 4): 99,8 passages/15 minutes (pass./15 min.) sont effectués en moyenne au sol (emplacement 2), sous forme de tours de cage. Ces tours de cage sont entrecoupés à divers endroits par des stéréotypies de locomotion (rotation d'un mètre de diamètre environ, pouvant se réduire à une rotation sur soi-même ou à un simple demi-tour (180°)) et par des stéréotypies de geste (rotation de la tête, rejet de la tête en arrière effectué lorsque l'animal est en station bipède).

Les sujets restent donc assez souvent au sol. Ils vont aussi dans les parties supérieures de la cage qui constituent une aire de repos et d'alimentation.

Les autres comportements émis sont les vocalisations, les grattements, l'exploration manuelle, la prise de nourriture et les regards vers la vitre sans tain (à une fréquence supérieure ou égale à 4 occurrences/15 minutes (occ./15 min.)). Aucune différence significative n'a été trouvée entre les différents jours ou les différentes heures de la journée ($p > 0,05$).

Les localisations, étant donné l'importance des déplacements au sol, sont prépondérantes dans les zones 1, 2 et 3 (50,95%) puis viennent les localisations de repos (zones 8 et 9 (35,27%)) (Fig. 5).

Certains comportements connaissent une variabilité interindividuelle: 50% des vocalisations et 64% de l'exploration manuelle sont dues à un individu. 72% des stéréotypies de geste (rejet de la tête en arrière) sont exécutées par un deuxième sujet. Les stéréotypies sont réalisées par les 4 sujets mais sont variées: les tours de cage sont exécutés dans les deux sens de rotation, certains sujets effectuant des rotations sur eux-mêmes, d'autres se mettant en station bipède pendant ces tours de cage.

Situation conflictuelle

Les sujets sont rentrés assez rapidement dans la cage A (après 1 à 9 séances conflictuelles).

Comportements en situation pré-conflictuelle. Les principaux comportements sont les déplacements (stéréotypies et recherche de nourriture) accompagnés de quelques comportements dirigés vers l'extérieur (Fig. 4). La station bipède et la stéréotypie de geste sont les seules à présenter une fréquence moyenne supérieure à 3 occ./5 min. Les change-

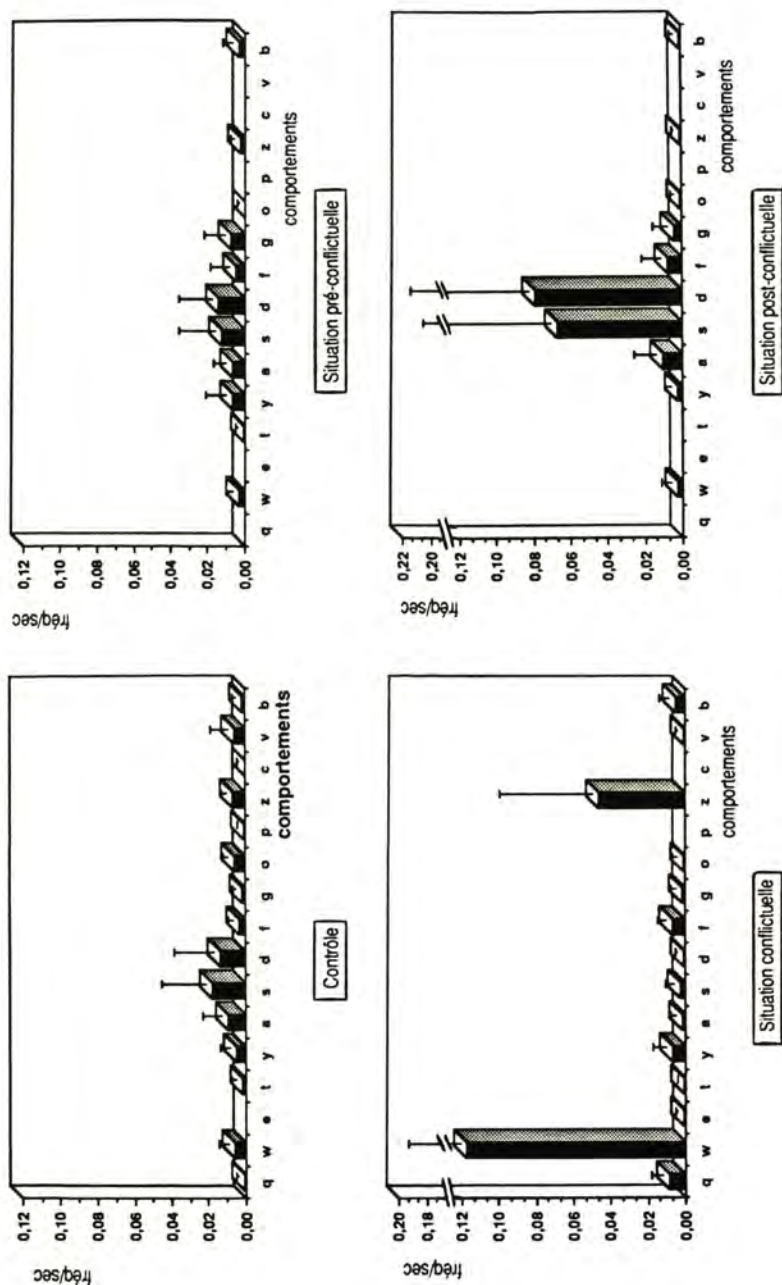


Figure 4. Profils comportementaux du groupe des 4 sujets, en contrôle et lorsque le conflit est suscité. Les valeurs sont données en fréquence par seconde.

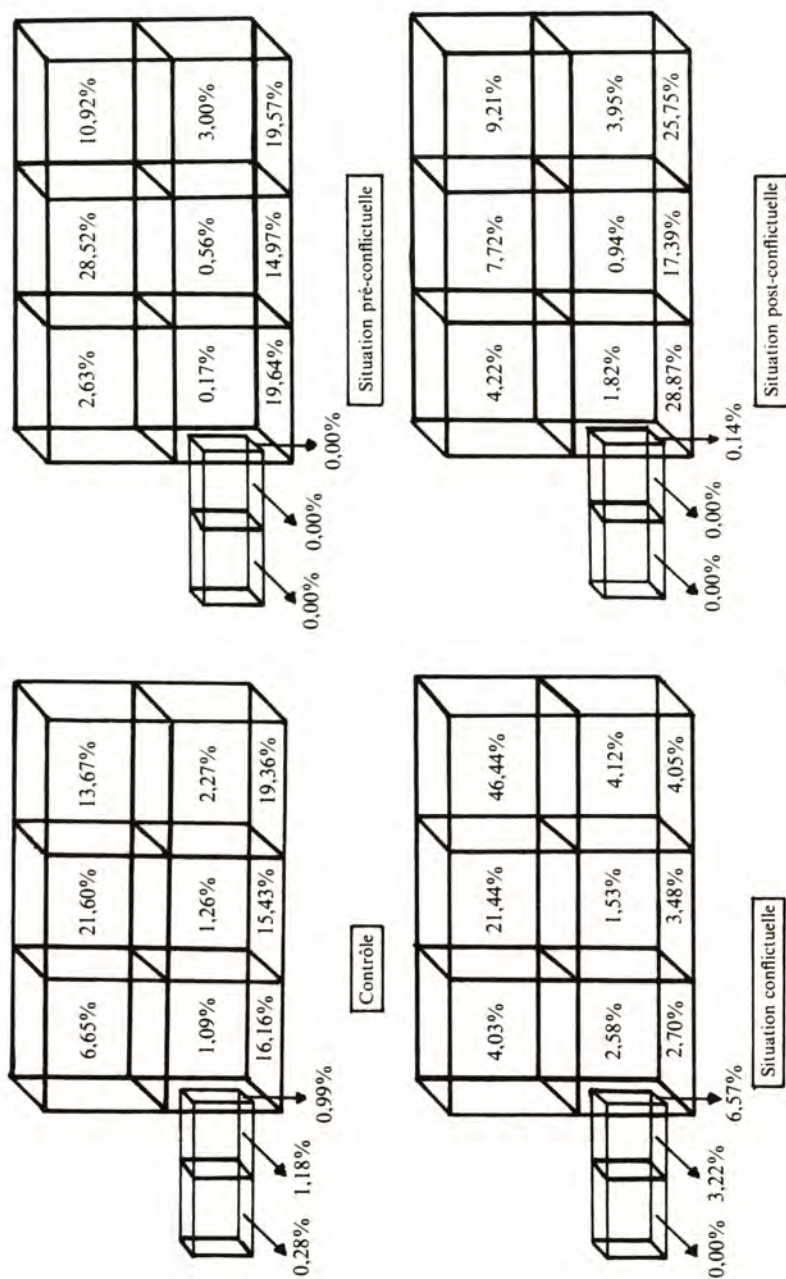


Figure 5. Valeurs des durées dans les différentes localisations, pour le groupe des 4 singes. Les valeurs sont exprimées en pourcentage de la durée d'une observation (15 minutes en contrôle et 5 minutes pour chaque situation, lorsque le conflit est suscité).

ments par rapport au contrôle sont de faible amplitude et ne dépassent pas 2 occ./5 min. (non significatif, $p > 0,05$). Ils touchent principalement les rotations, les regards au miroir, la stéréotypie de geste et les tours de cage qui sont plus élevés en situation 1. 54,2% du temps est passé au sol et 42,1% dans la partie supérieure de la cage (différence non significative par rapport au contrôle, $p > 0,05$) (Fig. 5). Les variations interindividuelles sont moins importantes qu'en contrôle (très peu de comportements sont émis). Un individu présente toutefois de longues phases d'inactivité, contrairement aux 3 autres sujets.

Comportements en situation conflictuelle. Lorsque le conflit est suscité, le profil est assez différent: 2 pics isolés apparaissent, les vocalisations et les grattements (Fig. 4). Ils représentent respectivement 48,5% et 23,3% des comportements émis. Quelques rares comportements ont une valeur plus élevée qu'1 occ./5 min.: les menaces, le saut, l'exploration manuelle et l'épouillage. Par rapport à la situation pré-conflictuelle, les principaux changements sont donc l'augmentation importante des vocalisations (très significatif, $p < 0,01$) et des grattements (non significatif, $p > 0,05$). Les passages dans les différents emplacements sont peu nombreux mais sont répartis de façon sensiblement égale dans toute la cage. Au niveau du temps passé dans ces emplacements, les 4 sujets sont restés principalement dans les parties supérieures de la cage (72% du temps, écart significatif par rapport au contrôle et à la situation pré-conflictuelle, $p < 0,05$). Pendant 26,6% du temps, les sujets étaient soit au sol, près de l'entrée de la cage B (6,57%) soit à l'intérieur de celle-ci (3,22%). Les 4 individus présentent les mêmes types de comportements. Les approches des petites cages se font cependant différemment: le temps passé loin de celles-ci passe ainsi de 26% pour un sujet (approche rapide et stationnement assez long à l'entrée de la cage B) à 72,2% du temps pour un autre sujet, qui adopte une autre stratégie: long stationnement dans les emplacements 8 et 9 et approche très lente, avec „hésitations” des petites cages.

Comportements en situation post-conflictuelle. Deux comportements dominent le profil en situation 3: la station bipède (23,6 occ./5 min.) et la stéréotypie de geste (rejet de la tête en arrière: 20,2 occ./5 min.). Les autres comportements ont une fréquence inférieure à 3,2 occ./5 min. Les vocalisations et grattements ont des valeurs proches de la situation 1. Les stéréotypies „tour de cage” sont également nombreuses: 60 passages sont effectués en moyenne au sol (emplacement 2), avec un maximum de 87 pass./5 min. Les valeurs de durée sont plus importantes

au sol suite aux nombreux tours de cage effectués. 71,01% du temps est passé au sol tandis que 16,93% est passé dans les emplacements 8 et 9 (écarts importants, significatifs ($p < 0,05$) par rapport à la situation conflictuelle mais non significatifs par rapport aux situations de contrôle et pré-conflictuelle). Les 4 sujets reprennent les stéréotypies mais l'intensité de celles-ci varie grandement d'un individu à l'autre: 3 sujets exécutent jusqu'à 38 tours de cage en 5 minutes, le quatrième en réalisant à peine 2-3 et restant surtout près des petites cages.

DISCUSSION

Les principaux comportements apparus en contrôle sont les stéréotypies. Elles sont presque toujours accompagnées d'une faible occurrence des autres comportements, ce qui a été noté par de nombreux auteurs (Cross & Harlow, 1965; Stolba et al., 1983).

L'importance des stéréotypies pourrait avoir deux origines: soit un isolement des autres congénères, avec limitation importante des stimulations sensorielles; soit un espace de contention trop restreint: Draper et Bernstein (1963) ont mis en évidence une augmentation des stéréotypies parallèlement à une diminution de l'espace de contention. La seconde hypothèse semblerait plus plausible dans ce cas-ci mais nos sujets étant maintenus en animalerie dans des cages de contention individuelles (seuls les contacts sonores sont réellement présents, les contacts visuels et tactiles étant très limités), nous ne pouvons écarter la première explication.

La situation pré-conflictuelle permet d'évaluer l'influence d'une privation partielle de nourriture sur les comportements des sujets. L'affaement provoque une augmentation de l'activité locomotrice. Celle-ci pourrait traduire un niveau d'excitation plus élevé dû à un état de frustration face à l'absence de nourriture malgré l'importance de la motivation alimentaire. En s'intensifiant, les stéréotypies pourraient jouer un rôle apaisant face à un environnement inadéquat (les stéréotypies sont plus nombreuses sur la période de temps donnée mais sont exécutées à la même vitesse). Ceci correspond aux observations de Dantzer (1986) et Stolba et al. (1983) qui ont noté que l'état de frustration dû au fait de ne pas recevoir de nourriture était propice à l'apparition de stéréotypies. De plus, cette interprétation en termes de frustration est appuyée par l'observation de comportements de recherche de nourriture (exploration orale et manuelle) et par des stations bipèdes près des petites cages afin de scruter la présence de nourriture au lieu habituel de dépôt de nourriture.

Le conflit modifie le profil comportemental de façon importante: d'une part, l'activité locomotrice stéréotypée disparaît en grande partie mais les sujets continuent à se déplacer dans l'entièreté de la cage et d'autre part, les vocalisations et grattements dominent le profil comportemental.

La disparition des stéréotypies pourrait s'expliquer par l'apparition de nombreux stimuli dans le milieu: présence de nourriture et de l'expérimentateur. La fonction des stéréotypies qui était de répondre à un manque de stimulations externes et à une frustration n'aurait donc plus de raison d'être dans ce cas (C.E.C., 1983; Stolba et al., 1983).

L'augmentation des vocalisations traduirait une augmentation de l'excitation de l'animal (les cris aigus traduisant entre autres un conflit, selon Jürgens, 1979). Selon les observations de nombreux auteurs (De Lannoy & Feyereisen, 1987; Heymer, 1977; Hinde, 1975), le grattement et l'épouillage peuvent être considérés comme des activités de déplacement ou des activités redirigées: l'animal ne sait pas atteindre la nourriture et redirige sa motivation alimentaire sur les parties de son corps (épouillage). La théorie de la désinhibition (van Iersel & Bol, 1958; McFarland, 1965) pourrait rendre compte de l'apparition des grattements en tant qu'activité secondaire désinhibée suite au conflit entre les deux motivations prépondérantes (faim et évitement). D'autre part, Troisi et Schino (1987) notaient également que l'auto-grooming servait souvent d'activité de déplacement lors de conflits chez leurs sujets (macaques). Les grattements pourraient également être déclenchés par des stimulations autonomiques. Lorenz (1981) a par exemple observé qu'une oie en prise à un conflit approche-évitement présentait un tremblement musculaire. Ce type de réaction de la motricité involontaire pourrait induire le grattement chez le singe suite à une piloérection.

Enfin, la séparation en deux groupes des localisations dans la cage représente bien le conflit entre l'approche et l'évitement. La crainte de rentrer dans un espace restreint à partir d'un espace plus important avait déjà été notée par Draper et Bernstein (1963). Dans le même genre de situation, Miller (1959) observe que les rats oscillent autour d'une position d'équilibre, cédant parfois à l'évitement (éloignement par rapport à la nourriture dont l'approche est punie par un choc électrique) ou à l'approche de la nourriture placée au bout d'un couloir. Dans nos expériences, le point d'équilibre serait constitué par la cage B: les sujets oscillent en effet autour de l'entrée de cette cage, en remontant parfois dans les parties supérieures de la cage ou en s'approchant de la nourriture.

En situation post-confliktuelle, les sujets sont beaucoup plus souvent au sol et n'évitent plus les petites cages; les activités de déplacement et activités redirigées sont beaucoup moins fréquentes qu'en conflit. Le conflit de motivations fait place à la frustration qui se traduit, comme en situation 1, par des déplacements et stéréotypies importantes. Les valeurs des déplacements sont néanmoins plus importantes en situation 3. En effet, la frustration doit être plus importante qu'en situation 1 puisque l'animal vient d'être mis en contact avec la nourriture.

Les profils comportementaux de nos sujets ont donc pu être expliqués en termes de frustration et de conflit motivationnel. Avant et après le conflit, la frustration est importante, la motivation alimentaire ne pouvant être assouvie suite au manque de nourriture. Pendant la situation conflictuelle, l'inhibition externe devient interne, l'animal ayant accès à la nourriture. Le conflit est alors caractérisé par des activités de déplacement, des activités redirigées et des alternances comportementales (va et vient au point d'équilibre). Le discernement entre frustration et conflit que nous autorise objectivement cette étude devrait permettre dans l'avenir de tester l'effet des psychotropes à potentialité anxiolytique sur les composantes internes et externes de l'anxiété.

RÉFÉRENCES

- Adang, O. M. J. (1985). Exploratory aggression in chimpanzees, *Behaviour*, 95(1-2), 138-163.
- Amsel, A. (1951). A three factor theory of inhibition: An addition to Hull's two-factor theory. *American Psychologist*, 6, 487 (abstract).
- Andrew, R. J. (1956). Some remarks on behaviour in conflict situations with special reference to *Emberiza* spp. *British Journal of Animal Behaviour*, 4, 41-45.
- C. E. C. (1983). *Abnormal behaviours in farm animals: A report*. Brussels: Commission of the European Communities.
- Cross, H. A., & Harlow, H. F. (1965). Prolonged and progressive effects of partial isolation on the behavior of macaque monkeys. *Journal of Experimental Research in Personality*, 1, 39-49.
- Dantzer, R. (1986). Behavioral, physiological and functional aspects of stereotyped behavior: A review and a re-interpretation. *Journal of Animal Science*, 62, 1776-1786.
- De Lannoy, J.-D., & Feyereisen, P. (1987). *L'éthologie humaine* (Que sais-je?). Paris: Presses Universitaires de France.
- Draper, W. A., & Bernstein, I. S. (1963). Stereotyped behavior and cage size. *Perceptual and Motor Skills*, 16, 231-234.

- Eibl-Eibesfeldt, I. (1977). *Ethologie, biologie du comportement* (Naturalia et Biologia). Paris: Editions Scientifiques.
- Goosen, C. (1982). Sense in bizarre behaviour in rhesus monkeys. *Annali dell'Istituto Superiore di Sanità*, 18(2), 231-238.
- Heymer, A. (1977). *Vocabulaire éthologique*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Hinde, R. A. (1975). *Le comportement animal*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Hooff J. A. R. A. M. van (1962). Facial expressions in higher primates. *Symposia of the Zoological Society of London*, 8, 97-125.
- Hull, C. L. (1943). *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Iersel, J. A. A. van, & Bol, A. C. A. (1958). Preening in two tern species: A study of displacement activities *Behavior*, 13, 1.
- Jürgens, U. (1979). Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the squirrel monkey. *Behaviour*, 69(1-2), 88-117.
- Lorenz, K. Z. (1981). *The foundations of ethology*. New York: Springer Verlag.
- McFarland, D. J. (1965). The effect of hunger on thirst motivated behaviour in the Barbary dove. *Animal Behaviour*, 13, 286-292.
- McFarland, D. J. (1966). On the causal and functional significance of displacement activities. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23, 217-235.
- Miller, N. E. (1959). Liberalization of basic S-R concepts. In S. Koch (Ed.), *Psychology: A study of a science* (Vols. 1-2). New York: McGraw-Hill.
- Rijksen, D., & Herman (1981). Infant killing: A possible consequence of a disputed leader role. *Behaviour*, 78(1-2), 138-168.
- Stolba, A., Baker, N., & Wood-Gush, D. G. M. (1983). The characterisation of stereotyped behaviour in stalled sows by informational redundancy. *Behaviour*, 87(3-4), 157-182.
- Tinbergen, N. (1951). *A study of instinct*. Oxford: Oxford University Press.
- Troisi, A., & Schino, G. (1987). Environmental and social influences on autogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Behaviour*, 100(1-4), 292-302.
- Walsh, S., Bramblett, C. A., & Alford, P. L. (1982). A vocabulary of abnormal behaviors in restrictively reared chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 3, 315-319.