

Ethologie animale

Une approche biologique
du comportement

Sous la direction de
Anne-Sophie **DARMAILLACQ** et Frédéric **LEVY**

3^e édition



MANUEL DE RÉFÉRENCE

- Cours et résumés
- + de 100 questions pour s'autoévaluer
- 17 cartes mentales



Toutes les synthèses
en audio

+ EN LIGNE

— Pour les étudiants
Exercices de révision et synthèses

— Pour les professeurs
Banque de questions d'examen
et PowerPoints®



OFFERT

Anne-Sophie Darmaillacq / Frédéric Lévy

Éthologie animale

3^e édition

COLLECTION OUVERTURES PSYCHOLOGIQUES

Des manuels de qualité (originaux en langue française et traductions des plus grands ouvrages anglo-saxons), régulièrement mis à jour avec les données le plus récentes, qui privilégient une organisation pédagogique progressive et offrent à l'étudiant de nombreux outils d'apprentissage.

Compléments numériques

Ce manuel offre diverses ressources numériques.

Pour les étudiants : QCM et vrai ou faux avec corrigés ; une version audio des résumés ; les cartes mentales de l'ouvrage, proposées par l'éditeur, à télécharger.

Pour accéder à ces ressources, flashez le QR code avec votre téléphone ou votre tablette, ou tapez l'URL dans votre navigateur.

Pour les professeurs : PowerPoints® de support de cours ; banque de questions d'examen

Pour accéder à ces ressources, rendez-vous sur le site de De Boeck, à l'adresse suivante :

www.deboecksuperieur.com/site/319622

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **www.deboecksuperieur.com**

© De Boeck Supérieur s.a., 2024
Rue du Bosquet, 7 – B-1348 Louvain-la-Neuve

3^e édition

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale, Paris : septembre 2024

Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2024/13647/112

ISSN 2030-4196

ISBN 978-2-8073-1962-2

Table des matières

Avant-propos	9
INTRODUCTION Une brève histoire des personnages et des idées qui ont fait naître l'éthologie	13
1. Les origines	14
2. La naissance de l'éthologie classique et le concept d'instinct	17
2.1. L'éthologie classique ou objectiviste	17
2.2. Le béhaviorisme	20
3. Les critiques adressées au concept d'instinct de Lorenz	21
4. L'éthologie en questions	23
5. De Tinbergen à aujourd'hui	24
5.1. La naissance de l'écologie comportementale et le renouveau dans les études sur l'ontogenèse des comportements	24
5.2. L'éthologie cognitive face aux représentations mentales et à la subjectivité des mondes animaux	25
6. Conclusions	26
CHAPITRE 1 Les méthodes d'étude du comportement animal	31
1. Description et identification des comportements	32
2. Conditions d'observation	34
3. Méthodes de mesure	37
4. Test de concordance entre observateurs	39
5. Matrices et réseaux sociaux	40
5.1. Les relations de dominance – dominance réelle/ dominance formelle	41
5.2. Le réseau social d'un groupe	42
6. L'enregistrement des données comportementales à distance	43
7. Les réseaux de neurones et l'intelligence artificielle au service de l'étude du comportement animal	45
8. L'intégration de mesures complémentaires dans nos scénarios explicatifs du comportement	45
9. Conclusion	46

CHAPITRE 2 L'ontogenèse des comportements	49
1. L'ontogenèse des comportements : un processus multifactoriel	50
2. Rôle des facteurs génétiques dans l'ontogenèse des comportements	52
2.1. Mise en évidence des influences génétiques	53
2.2. Gènes uniques ou multiples	54
2.3. Des gènes aux comportements	55
3. Maturation et développement du comportement	56
3.1. Maturation motrice et sensorielle	56
3.2. Maturation du système nerveux central	58
3.3. Influence de l'environnement sur la maturation du système neurosensoriel	58
3.4. Maturation morphologique	59
3.5. Hormones, maturation et comportement	59
4. Les influences environnementales sur le développement du comportement	61
4.1. Influence des conditions environnementales prénatales	61
4.2. Effets maternels	62
4.3. Influence des conditions de vie postnatales	64
5. Conclusion	65
CHAPITRE 3 L'utilisation de l'espace	69
1. Sélection de l'habitat	70
1.1. À quel moment se fait la sélection de l'habitat ?	71
1.2. Critères de sélection de l'habitat	71
2. Domaine vital et territoire	73
2.1. Définitions	73
2.2. Utilisation de l'espace	74
3. Processus d'orientation et de navigation	76
3.1. Définitions	76
3.2. Navigation immédiate	76
3.3. Navigation lointaine	77
3.5. Navigation vraie	83
3.6. Navigation collective	84
4. Conclusion	85
CHAPITRE 4 Le comportement alimentaire	89
1. Définition et fonction	90
2. Contrôle neurophysiologique	91
3. Régime alimentaire	94
4. Mode d'alimentation	96
5. Stratégie alimentaire	101
6. Conclusion	103
CHAPITRE 5 Les systèmes sociaux	107
1. Les structures sociales	108
1.1. Les niveaux d'organisation	108
1.2. De la vie solitaire au groupe temporaire	109
1.3. Groupes stables et sociétés	110

2. Les fonctions adaptatives	112
2.1. Les mécanismes de la coopération.....	112
2.2. Les raisons de la vie en groupe.....	114
2.3. Les conflits d'intérêt	115
2.4. Les facteurs écologiques et l'histoire évolutive.....	117
3. L'auto-organisation et les contraintes.....	118
3.1. Les mécanismes d'auto-organisation	118
3.2. Les contraintes de structure.....	119
4. Conclusion.....	120
CHAPITRE 6 La communication animale	123
1. La chaîne de transmission de l'information	124
1.1. Les signaux, supports physiques de l'information	125
1.2. La production des signaux.....	129
1.3. La transmission des signaux dans l'environnement	131
1.4. La perception des signaux	132
2. Les fonctions de la communication	133
2.1. Le codage de l'information.....	133
2.2. Le choix du partenaire et la sélection sexuelle	134
2.3. La communication parents-jeunes	135
2.4. La compétition territoriale	136
2.5. La reconnaissance de parentèle et/ou du groupe social	136
2.6. Le signalement du statut social.....	137
2.7. La coordination sociale.....	137
3. Conclusion.....	138
CHAPITRE 7 Les comportements sexuels et parentaux	141
1. Le comportement sexuel.....	142
1.1. Les stratégies de reproduction.....	142
1.2. Les déterminants physiologiques et neurobiologiques.....	148
2. Le comportement parental.....	151
2.1. Les stratégies parentales.....	151
2.2. L'attachement de la mère au jeune (ou attachement maternel)	154
2.3. Les déterminants physiologiques et neurobiologiques.....	156
3. Conclusion.....	159
CHAPITRE 8 Les rythmes et les comportements	163
1. Définition et caractérisation des rythmes	164
2. Les rythmes circadiens.....	166
2.1. L'organisation temporelle en conditions naturelles	166
2.2. Origine endogène des rythmes journaliers.....	167
2.3. Les fonctions de la synchronisation.....	169
3. Les rythmes infradiens.....	172
4. Les rythmes ultradiens.....	174
5. La chrono-éthologie	175
6. Conclusion.....	175

CHAPITRE 9 Les apprentissages : mécanismes fondamentaux de la cognition	179
1. Définition et fonction	180
2. Les apprentissages élémentaires : les conditionnements	181
2.1. Le conditionnement classique ou pavlovien	181
2.2. Le conditionnement instrumental (ou opérant)	183
2.3. Conditions pour l'apprentissage	184
2.4. Les apprentissages préparés ou « contraintes » sur l'apprentissage	186
3. Les apprentissages non associatifs	188
3.1. L'habituation	188
3.2. L'apprentissage perceptif	189
3.3. L'empreinte	189
3.4. L'apprentissage du chant chez les oiseaux	190
4. L'apprentissage discriminatif	191
4.1. Le principe	192
4.2. Un outil puissant pour étudier la cognition animale	192
5. Conclusion	192
CHAPITRE 10 La cognition sociale	195
1. Définitions et fonctions	196
1.1. La cognition	196
1.2. Pourquoi s'intéresser à la cognition sociale ?	197
2. Les principaux domaines de la cognition sociale	197
2.1. Catégorisation des relations sociales	197
2.2. Apprentissages sociaux	200
2.3. Théorie de l'esprit	203
3. Conclusion	206
CHAPITRE 11 La cognition physique : catégories et concepts	211
1. Définition et fonction	212
2. Catégorisation perceptive	214
2.1. Approche en milieu naturel vs approche en laboratoire	214
2.2. Le cas de l'abeille	215
3. Concepts	215
3.1. Concepts fonctionnels	215
3.2. Concepts relationnels	216
3.3. Raisonnement par analogies – insight et utilisation d'outils	217
3.4. Concept du nombre	218
3.5. Supports neuronaux des concepts	220
4. Conclusion	220
CHAPITRE 12 Les états affectifs	223
1. Quelques étapes historiques	224
1.1. Les prémices de l'étude des émotions animales	224
1.2. Vers la reconnaissance de la sentience animale	225

2. Émotions, humeurs, états affectifs : quelques définitions	227
3. Les principaux cadres conceptuels	228
3.1. La théorie des émotions discrètes	228
3.2. La théorie dimensionnelle des émotions	229
4. L'étude des composantes des états affectifs	230
4.1. La composante comportementale	231
4.2. La composante physiologique	236
4.3. La composante cognitive	239
5. Conclusion	240
CHAPITRE 13 La personnalité	243
1. Définition de la personnalité	244
1.1. Différence entre tempérament et personnalité	245
1.2. La structure hiérarchique de la personnalité	245
1.3. Types ou dimensions ? Les limites de la notion de Coping Style	246
2. Comment mesurer la personnalité ?	247
2.1. Les questionnaires de personnalité	247
2.2. Les tests de personnalité	247
2.3. Les observations de l'individu dans son milieu	248
3. Mise en évidence de traits et de dimensions de la personnalité : description de deux approches et exemples	250
3.1. L'approche cherchant des traits ou dimensions, sans <i>a priori</i>	250
3.2. L'approche testant l'hypothèse de l'existence, <i>a priori</i> , d'un certain nombre de traits et de dimensions	251
3.3. Exemples de dimensions mises en évidence chez l'animal	251
4. La mise en place de la personnalité	252
4.1. Les facteurs génétiques	253
4.2. Les facteurs environnementaux	253
4.3. Stabilité ou plasticité comportementale ? Le concept de norme de réaction comportementale	254
5. Conclusion	255
CHAPITRE 14 Les relations humain-animal : éthologie animale et humaine	259
1. Contextualisation	260
2. Les principaux concepts en éthologie impliqués dans la relation humain-animal	262
2.1. De l'interaction à la relation : le concept de complexité sociale	262
2.2. De l'information non spécialisée à la communication lors des interactions : le concept de niveau d'information	263
2.3. De l'intraspécifique à l'interspécifique : les concepts d'anthropomorphisme, d'Umwelt et de représentation de l'autre	264
3. La relation entre l'humain et l'animal de compagnie	265
3.1. La temporalité des interactions	266
3.2. Les modalités d'interactions	267
3.3. La reconnaissance des signaux	268
3.4. Les effets pour l'humain du lien à l'animal	271

4. La relation entre l'humain et l'animal d'élevage	272
4.1. Des interactions humain-animal négatives qui impactent la relation mais aussi la production	273
4.2. Vers une relation plus positive humain-animal d'élevage et une amélioration du bien-être des animaux.....	274
4.3. De l'importance des reproducteurs dans le processus de domestication des animaux.....	276
5. Conclusion	277

CHAPITRE 15 L'approche évolutionniste du comportement animal

1. Les principes	282
1.1. Les causes ultimes	282
1.2. Un exemple archétypal : l'approvisionnement optimal et le théorème de la valeur marginale	284
1.3. Une conception économique du comportement.....	285
2. Premières difficultés	286
2.1. Évolution, adaptation et processus de sélection naturelle	286
2.2. Le pari phénotypique	288
2.3. Comment estimer l'aptitude phénotypique ?	289
2.4. On ne sait pas ce que la nature optimise.....	291
3. Optimalité en contexte social et stratégie évolutivement stable.....	292
3.1. Fréquence dépendance et valeur relative d'une stratégie.....	292
3.2. Le recours au formalisme de la théorie des jeux	292
3.3. L'évolution ne conduit pas au meilleur des mondes possibles.....	295
4. Le nécessaire retour aux mécanismes.....	296
4.1. La difficile validation expérimentale	296
4.2. Valeur heuristique des modèles optimaux.....	297
4.3. Le pari comportemental	297
4.4. Règles de décision, biais et contraintes.....	298

CHAPITRE 16 Les apports de l'éthologie pour la conservation animale

1. Lier conservation de la biodiversité et éthologie	302
1.1. Identifier les menaces	303
1.2. Les acteurs de la conservation	305
1.3. La conservation a besoin de l'éthologie	307
2. Éthologie appliquée à la conservation <i>in situ</i>	308
2.1. Mesurer l'impact des activités humaines.....	308
2.2. Évaluer l'efficacité des actions mises en œuvre	310
3. Éthologie appliquée à la conservation <i>ex situ</i>	312
3.1. Mesurer les effets de la captivité	312
3.2. Évaluer l'efficacité des modes de gestion.....	313
4. Conclusion : sensibiliser à la conservation par l'éthologie	315
Les auteurs	320
Bibliographie	321
Index.....	349

Avant-propos

A l'attention des lecteurs curieux, des étudiants, des enseignants, des professionnels du comportement ou des citoyens qui veulent découvrir ou approfondir leurs connaissances du comportement animal.

Les animaux occupent une place importante dans notre société depuis des millénaires. Que ce soit en tant qu'animaux de compagnie, de travail, de loisir ou encore pour des raisons symboliques, les animaux font partie intégrante de nos vies. En France, en 2023, environ 60 % des foyers possédaient un chien ou un chat (source : Ipsos pour Royal Canin, juin 2023), pourcentage en augmentation par rapport au 48 % observés en 2012 (source : FACCO — Étude Facco/TNS Sofres), portant leur nombre à 80 millions ! En outre, plus de 2 Français sur 3 exprimaient un fort sentiment d'attachement vis-à-vis de leur compagnon, le considérant comme un membre de leur famille. Les animaux sont également essentiels dans divers domaines comme l'agriculture, la recherche, la sécurité ou dans le domaine thérapeutique. De plus, l'équilibre des écosystèmes dépend étroitement des animaux. En effet, ils contribuent par exemple à la pollinisation, au recyclage des éléments nutritifs et à la régulation des populations d'autres espèces. La disparition de nombreuses espèces a des répercussions néfastes sur l'équilibre des écosystèmes et la biodiversité de notre planète. Ainsi, comprendre la place des animaux dans notre société, les respecter et les protéger passe par la connaissance et la compréhension du comportement animal. C'est précisément l'objet d'un champ scientifique que l'on nomme **l'éthologie**.

Cet ouvrage vise, pour certains, à faire découvrir cette discipline ou, pour d'autres, à approfondir ses connaissances d'une science qui ne cesse d'évoluer comme en témoigne la croissance exponentielle du nombre de publications à partir des années 2000. Ce livre souhaite montrer que l'éthologie ne réside pas seulement dans une observation des animaux, mais qu'elle possède des concepts, des champs de recherche et des méthodes spécifiques. Il constitue la 3^e édition d'un projet initié par les membres du conseil d'administration de la Société française pour l'étude du comportement animal (SFECA ; association loi 1901, créée en 1967) et rassemble les contributions de plusieurs éthologistes de cette société, chacun étant spécialiste d'un domaine. Preuve du dynamisme de la discipline, les chapitres des deux premières éditions (2015 et 2019) ont été actualisés pour rendre compte des travaux les plus récents. Nous avons également étoffé le chapitre sur la cognition et enrichi l'ouvrage d'un nouveau chapitre qui traite d'une thématique qui a proliféré ces dernières décen-

nies à savoir les états affectifs des animaux. Enfin, face au déclin de la biodiversité nous avons souhaité présenter les apports précieux de l'éthologie à la mise en œuvre de programmes de conservation des espèces au travers d'un dernier chapitre.

L'introduction retrace l'histoire de la naissance et du développement de l'éthologie en abordant la spécificité de ses objets d'étude, les concepts et les approches. Le **chapitre 1** présente les méthodes nécessaires à l'étude du comportement animal, en plein essor grâce à l'apport de l'intelligence artificielle. Le **chapitre 2** rend compte des processus génétiques, de maturation et d'expérience qui sont à l'œuvre dans la construction d'un comportement. Le **chapitre 3** aborde la façon dont les animaux s'orientent et naviguent dans leur domaine vital, celui-ci présentant une distribution des ressources souvent hétérogène. Le comportement alimentaire est détaillé dans le **chapitre 4** en explicitant son contrôle neurophysiologique, ses différents modes et ses différentes stratégies. Par ailleurs, les animaux se regroupent en structures de populations plus ou moins complexes et leur description, les mécanismes à l'origine de cette complexité ainsi que la fonction de ces systèmes sociaux font l'objet du **chapitre 5**. Qu'ils soient de simples regroupements d'individus ou qu'ils résultent d'une organisation très élaborée, une communication entre les individus est toujours à l'œuvre. Le **chapitre 6** passe en revue les différents signaux et canaux de communication intraspécifiques mis en jeu ainsi que leur fonction. Les comportements de reproduction et parentaux font l'objet du **chapitre 7** avec une attention particulière apportée aux stratégies comportementales et à leurs déterminismes physiologiques et neurobiologiques. L'ensemble des comportements est sous la dépendance de rythmes biologiques. Le **chapitre 8** rend ainsi compte de l'importance de ces différents rythmes, explicite leurs origines et souligne l'intérêt d'une « chronoéthologie ». Les comportements résultent en partie de capacités d'apprentissage, plus ou moins complexes, indispensables à l'adaptation des individus à des conditions environnementales changeantes. Le **chapitre 9** présente et détaille les différents types d'apprentissage ainsi que les règles qui les régissent. L'étude des capacités d'apprentissage permet d'avoir accès aux processus mentaux mis en jeu. La cognition sociale, c'est-à-dire les processus cognitifs impliqués dans les relations sociales, est exposée dans le **chapitre 10**. Le **chapitre 11**, qui a trait à la cognition physique, nous révèle la capacité des animaux à réaliser des opérations mentales complexes comme la catégorisation. De plus, de nombreuses espèces ont développé des facultés nécessitant un fort degré d'abstraction comme la capacité à former des concepts ainsi que le sens du nombre, un autre aspect de la cognition qui est développé. Les traitements cognitifs des informations sont intimement reliés aux états affectifs et très récemment l'éthologie s'est emparée de la question en offrant un accès vers l'expérience émotionnelle de l'animal. Le **chapitre 12** aborde les manières d'appréhender ces états affectifs par leur expression comportementale, physiologique ou cognitive et révèle que l'animal est capable d'attribuer des valences non seulement négatives, mais également positives à son environnement. À partir du constat qu'il existe une variabilité interindividuelle dans l'expression des comportements, le concept de personnalité a émergé et le **chapitre 13** explore ses contours et ses déterminants. L'animal occupe une place très importante dans la société et son statut d'être sentient a été récemment admis. Le **chapitre 14** nous aide à comprendre cette relation interspécifique unique, mais très diverse, entre l'humain et l'animal. Par ailleurs, il nous a semblé indispensable d'offrir une tribune à une branche importante

de l'éthologie, l'écologie comportementale. Si cette discipline s'est longtemps centrée sur des questions ultimes, en particulier sur la fonction des comportements, elle ouvre désormais son questionnement au fonctionnement des comportements. Ainsi, l'objectif du **chapitre 15** est de présenter la démarche suivie en écologie comportementale tout en soulignant certaines objections méthodologiques et conceptuelles. Enfin, le **chapitre 16** montre que, face à la menace de la disparition de nombreuses espèces animales, l'éthologie contribue à la préservation et à la réintroduction de ces espèces, et il présente les méthodologies utilisées ainsi que leur complexité.

Nous avons fait le choix éditorial de ne pas utiliser l'écriture inclusive dans cette 3^e édition afin de faciliter la lecture.

Nous espérons que la lecture de cet ouvrage collectif vous aidera à mieux comprendre le comportement en apportant les réponses à certaines de vos questions et qu'elle suscitera curiosité, enthousiasme et émerveillement pour le monde animal.

Anne-Sophie Darmaillacq
et **Frédéric Lévy**
Coordinatrice
et coordinateur de l'ouvrage

INTRODUCTION

Une brève histoire des personnages et des idées qui ont fait naître l'éthologie

Par Gilles Gheusi

OBJECTIFS

- Préciser les origines de l'éthologie, découvrir ses personnages fondateurs, les idées et les débats qui ont présidé au développement de la discipline.
- Spécifier les questions fondamentales auxquelles cherche à répondre l'éthologie.
- Comprendre les relations qui unissent aujourd'hui l'éthologie à d'autres disciplines.

SOMMAIRE

1. Les origines.....	14
2. La naissance de l'éthologie classique et le concept d'instinct	17
3. Les critiques adressées au concept d'instinct de Lorenz.....	21
4. L'éthologie en questions.....	23
5. De Tinbergen à aujourd'hui.....	24
6. Conclusions.....	26

MOTS-CLÉS

Acquis. Acte instinctif. Anthropomorphisme. Béhaviorisme. Causalité immédiate. Causes proximales. Causes ultimes. Comportement. Éthologie classique. Éthologie objectiviste. Évolution. Instinct. Maturation. Ontogenèse. Patron d'action fixe. Phylogenèse. Psychologie comparée. Taxonomie. Umwelt. Valeur de survie.

L'objectif de ce chapitre est de retracer les principaux moments qui ont contribué à la naissance de l'éthologie, de rendre compte de ses origines, de ses objets d'étude, de ses approches, de la spécificité de ses concepts et de ses relations avec d'autres disciplines. La naissance et le développement de l'éthologie mettent en scène une multitude de personnages, d'idées, d'influences combinées entre de nombreux champs disciplinaires, de débats et controverses ponctués de synthèses ayant donné lieu à de nouvelles orientations et à de nouveaux paradigmes. Définir le point de départ d'un champ scientifique, c'est être conduit à stipuler une ou plusieurs périodes de temps plus ou moins extensibles et porteuses de savoirs, et de mettre en scène un certain nombre de personnages, considérés parfois comme précurseurs, parfois comme véritables fondateurs d'une discipline donnée. L'exercice s'avère d'autant plus difficile que la discipline en question, l'éthologie, affiche la vocation de couvrir de multiples champs et se veut de nature intégrative. Le propos sera alors plus de comprendre les cheminements et les transformations qui ont opéré dans l'histoire des études sur le comportement animal plutôt que de faire revivre, comme le feraient de véritables historiens, les époques à partir d'un matériel d'archives. Ce travail a déjà été réalisé à travers les remarquables contributions de Kruuk (2003) et de Burkhardt (2005). Nous ne ferons pas pour autant l'économie des événements et des personnages majeurs qui auront façonné l'éthologie et spécifié ses orientations. Nous chercherons à rendre compte des raisons de ces transformations et nous tenterons d'apercevoir les multiples implications qui relèvent du champ de l'éthologie en regard des domaines avec lesquelles elle s'articule aujourd'hui.

1. Les origines

Le mot « éthologie » a connu différents usages, selon les auteurs, les époques et les pays. C'est chez Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1805-1861) en 1854, et plus tard chez l'entomologiste américain, William Morton Wheeler (1865-1937) (Wheeler, 1902) que le terme trouve un sens qui se rapproche le plus de celui qu'on lui accorde aujourd'hui. La définition la plus souvent retenue désigne l'éthologie comme l'étude biologique du comportement animal en milieu naturel. Cette définition fait essentiellement écho à l'émergence de la discipline dans les années 1950. Les chemins empruntés depuis par l'éthologie la rend aujourd'hui quelque peu restrictive, tant la discipline a trouvé différentes niches dans plusieurs domaines tels que les neurosciences, l'écologie, la psy-

chologie, la génétique, pour ne citer qu'eux. La jeunesse et la fécondité de la discipline ont rapidement donné à ses thèmes et ses pratiques de nombreuses ramifications qui sont autant de témoignages des changements qui ont opéré au cours de son histoire.



Isidore Geoffroy Saint-Hilaire
(1805-1861)



William Morton Wheeler
(1865-1937)



Charles Otis Whitman
(1842-1910)

FIGURE 1

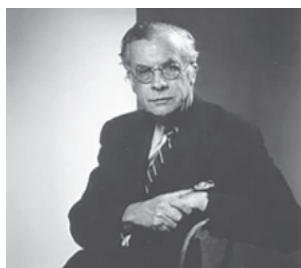
On pourrait juger de l'acte de naissance de l'éthologie, selon que l'on s'attache à prendre date des premiers écrits de l'autrichien Konrad Lorenz (1903-1989) dans les années 1930, que l'on prenne soin de saluer les travaux de prédécesseurs amateurs naturalistes ou de zoologistes du milieu académique du début du 20^e siècle, ou encore que l'on savoure l'observation attentive, la perspicacité et les réflexions visionnaires de Charles-Georges Leroy (1723-1789). Ce sont toutefois les années 1950 qui constituent une période particulière de cristallisation des idées sur la notion de comportement animal. C'est à cette époque que l'éthologie revêt en effet une forme identifiable et rassemble une véritable communauté de scientifiques. Mais on ne peut si facilement isoler cet « acte de naissance » de l'impulsion déterminante donnée par différents personnages au début du 20^e siècle. En effet, le souci de certains naturalistes de rendre compte du comportement des animaux dans leur milieu naturel date bien avant l'avènement de l'éthologie classique. Il s'exprimait déjà dans les observations menées en Angleterre par le naturaliste amateur, Selous (1857-1934), qui rapportera avec minutie ses longues heures passées à observer les oiseaux et analysera leurs comportements en référence à la Théorie de l'Évolution. Mais les pratiques naturalistes feront aussi leur entrée dans le monde académique au tournant du 20^e siècle. Whitman (1842-1910), Wheeler aux États-Unis, puis Huxley (1887-1975) en Angleterre et Heinroth (1871-1945) en Allemagne figurent parmi les zoologistes emblématiques qui, au travers de leur passion et de leur érudition, symbolisent une vision institutionnelle de l'histoire naturelle qui fera naître l'éthologie. Ces années vont voir le caractère anecdotique des premières descriptions se raréfier au profit d'une rigueur et d'un souci méthodologiques toujours plus présents, comme en témoignent par exemple les remarquables travaux en ornithologie de Huxley sur les comportements de cour chez les grèbes huppés. À cette époque, l'idée d'évolution est particulièrement présente et constitue le cadre fondateur et dominant dans lequel l'éthologie ne cessera de trouver son inspiration. Cette orientation est particulièrement sensible dans les écrits de Whitman, de Wheeler ou encore de Heinroth chez qui l'idée première est de considérer les **actes instinctifs** comme autant d'éléments à valeur taxonomique et comme le témoignage des processus mis en œuvre au plan évolutif.

DÉFINITION

TAXONOMIE



La taxonomie est la science de la classification des êtres vivants. Elle a pour objet de les décrire et de les rassembler en entités appelées taxons (familles, genres, espèces, etc.).



Julian S. Huxley (1887-1975)



Oskar Heinroth (1871-1945)

FIGURE 2

Au bilan, l'éthologie prendra forme sous l'influence de deux domaines, celui d'une tradition naturaliste notamment développée chez les naturalistes amateurs relevant de l'ornithologie (*bird watchers*) et celui d'une zoologie qui se structure désormais dans un cadre évolutif. Il est possible d'entrevoir immédiatement dans cette double origine de l'éthologie deux conséquences. La première est que la discipline aura souvent pour principe de s'appuyer sur l'idée qu'une approche éthologique s'accompagne d'une « immersion » profonde du scientifique avec les membres des espèces qu'il observe et sur lesquels il s'interroge. L'idée sera malheureusement reprise exagérément et jusqu'à la caricature. Les nombreux articles et reportages mettant en scène Lorenz dans sa résidence d'Altenberg partageant son quotidien avec ses sujets d'étude, oies cendrées, choucas, et autres pensionnaires entretiendront durablement ce cliché. La deuxième conséquence tient à l'ancrage évolutionniste de l'éthologie. Implicitement, celui-ci suggère que l'éthologie humaine s'inscrit tout naturellement dans le programme de recherche de l'éthologie. Il sera donc question de l'homologie entre les conduites humaines et celles des autres espèces, de l'origine et des fonctions des comportements humains, des rapports entre intelligence, habitudes et instincts au sein de différentes espèces, c'est-à-dire d'un ensemble de questionnements déjà largement perceptibles dans l'œuvre de Charles Darwin (1809-1882) (Darwin, 1859; 1872). Dans la continuité des travaux des premiers naturalistes, le cadre dans lequel les études éthologiques sont amenées à se développer ne peut être au départ que le milieu naturel. Ces études en milieu naturel auront une influence fondamentale sur le plan méthodologique compte tenu de la difficulté qu'elles présentent (voir chapitre 1). Elles contribueront au développement de méthodes efficaces et rigoureuses pour observer, retranscrire et quantifier le comportement des animaux dès lors que les éthologistes chercheront à se doter de critères d'objectivité. Mais la notion de « milieu naturel » ne sera pas sans poser de problèmes et prendra parfois une réalité différente selon les auteurs. Ainsi, pour des universitaires comme Whitman, l'environnement naturel des animaux est jugé trop vaste, c'est pourquoi ce dernier milite pour la création de stations biologiques offrant les meilleures conditions de vie aux animaux tout

en les maintenant dans un environnement délimité. Ces conditions sont, selon Whitman, la garantie d'une connaissance objective et rigoureuse des mœurs, des habitudes, de l'intelligence des animaux, de la richesse et de l'hérédité de leurs traits comportementaux. Même s'il reconnaît l'importance des travaux des naturalistes de terrain, Lorenz privilégiera une forme de vie partagée avec l'animal. Il en sera ainsi au sein de la station de recherche qu'il établira dans sa maison familiale d'Altenberg. Pour Lorenz, cette approche n'a pas d'équivalent pour établir les répertoires comportementaux les plus riches des espèces qu'il étudie, notamment dans la perspective de comparer les comportements entre espèces phylogénétiquement proches. Dans les années 1950 et 1960, conjointement à ses travaux en laboratoire, Nikolaas Tinbergen (1907-1988) s'emploiera à développer des travaux en milieu naturel qui revêtiront une plus grande dimension écologique que ceux de Lorenz. Ils constitueront rapidement un modèle du genre et s'illustreront par l'élégance des questions et l'ingéniosité des méthodes mises en œuvre. Ces travaux contribueront pour une large part à la reconnaissance de l'éthologie comme discipline scientifique incontournable dans le domaine des sciences de la vie.

2. La naissance de l'éthologie classique et le concept d'instinct

2.1. *L'éthologie classique ou objectiviste*

La rencontre entre Lorenz et Tinbergen aura lieu en 1936 lors d'un symposium sur l'instinct organisé à l'université de Leyde (Pays-Bas). Elle donnera lieu, l'année suivante, à un séjour de Tinbergen dans la station de recherche d'Altenberg chez Lorenz. De l'avis des deux hommes, ce séjour restera un de leurs moments professionnels privilégiés, et constituera le point de départ de leur carrière qui sera honorée en 1973 par l'attribution du Prix Nobel de Physiologie et de Médecine qu'ils partageront avec Karl von Frisch (1886-1982), récompensé pour sa part pour ses travaux sur la danse des abeilles. Lors de ce séjour, Lorenz et Tinbergen consacreront une large partie de leur temps aux désormais classiques études sur le roulage de l'œuf chez l'oie grise et sur les réponses de différentes espèces d'oiseaux à l'exposition à des silhouettes de rapaces. La guerre séparera les deux hommes jusqu'en 1948.



À gauche, Konrad Lorenz (1903-1989).
À droite, Nikolaas Tinbergen (1907-1988)



Karl von Frisch
(1886-1982)

FIGURE 3

De l'avis des spécialistes, l'acte « fondateur » de l'éthologie prendra place en 1949 lors du symposium de la Société de Biologie Expérimentale dédié aux « mécanismes physiologiques du comportement animal ». C'est à cette occasion que Lorenz présentera son fameux modèle « psycho-hydraulique » des actes instinctifs et que Tinbergen exposera son modèle de l'organisation hiérarchique des comportements à partir du comportement reproducteur de l'épinoche à trois épines. C'est aussi à partir de cette époque que Tinbergen initialement intéressé par les mécanismes contrôlant l'expression des comportements orientera par la suite ses travaux sur des questions visant à explorer expérimentalement la valeur adaptative des comportements en réponse aux pressions environnementales, ouvrant le chemin de l'écologie comportementale. Ce symposium consacre à travers les contributions de Lorenz et Tinbergen ce qu'il est convenu d'appeler l'**éthologie classique** ou **objectiviste**. Au bilan, et si l'on prend soin d'ajouter aux modèles de Lorenz et Tinbergen, l'apport des travaux des neurophysiologistes de l'époque tels que von Holst (1908-1962), c'est en termes d'actes instinctifs que les comportements dominent le paysage de l'éthologie de l'époque. Pour Lorenz, les actes instinctifs signent l'appartenance de l'individu qui les exécute à son espèce. Il s'agit d'actes peu variables d'un sujet à l'autre, propres à l'espèce et donc essentiel sur le plan de la taxonomie. La notion d'instinct, telle que Lorenz l'envisage, se démarque de celle de McDougall, jugée trop vitaliste² et trop finaliste³, mais aussi de celle des spécialistes en psychologie comparée de l'époque s'appuyant sur une chaîne d'actions réflexes pour en décrire le contenu.



DÉFINITION

VITALISME

Tradition philosophique pour laquelle les êtres vivants ne peuvent être réduits à de simples lois physico-chimiques. Le vitalisme envisage la vie sous la forme d'une matière animée d'une force vitale qui s'ajoute aux lois de la matière.



DÉFINITION

FINALISME

Doctrine philosophique qui admet l'existence de causes finales comme principe d'explication des phénomènes naturels. Une perspective finaliste est aussi qualifiée de téléologique.

L'**instinct** est décrit comme un acte moteur stéréotypé **inné** dont l'expression est liée à l'activité de centres coordinateurs contenus dans le système nerveux central. Les centres coordinateurs font l'objet d'une accumulation permanente d'une énergie spécifique à chaque acte. La présence de stimuli tout autant spécifiques conduit à la libération de l'énergie accumulée et, en conséquence, à la production de l'acte en question. Une fois que l'acte est déclenché il s'exprime dans sa totalité, ce qui revient à dire que le centre coordinateur qui lui est dédié permet son exécution indépendamment de la perception du sujet et de manière différente d'une simple chaîne d'actions

réflexes associées par apprentissage (voir chapitre 9). La facilité avec laquelle s'expriment les actes instinctifs est d'autant plus grande que la quantité d'énergie accumulée dans les centres coordinateurs est importante. En d'autres termes, les seuils de déclenchement d'un acte instinctif sont d'autant plus faibles que le niveau d'énergie dans les centres coordinateurs est élevé. C'est aussi pourquoi, selon Lorenz, les **patrons d'action fixes** ne peuvent être reproduits à l'identique dans des intervalles de temps trop rapprochés. De la même façon, les activités à vide, c'est-à-dire les actes exprimés en absence de stimuli spécifiques, illustrent, toujours selon Lorenz, les cas d'une accumulation extrême et « débordante » d'énergie dans les centres coordinateurs spécifiques. Les actes instinctifs sont maintenus inhibés par un mécanisme inné de déclenchement jusqu'à ce que le sujet se trouve en présence de stimuli appropriés. Pour résumer, les actes instinctifs résultent d'une « double quantification », en l'occurrence l'existence d'une énergie endogène et de stimuli extérieurs. C'est essentiellement sur ces énoncés qui définissent les actes instinctifs que l'éthologie classique se structure dans les années 1950. L'année 1949 marque aussi le départ de Tinbergen de l'université de Leyde pour Oxford (Angleterre). Tinbergen y établira un programme varié de recherches en laboratoire et sur le terrain.

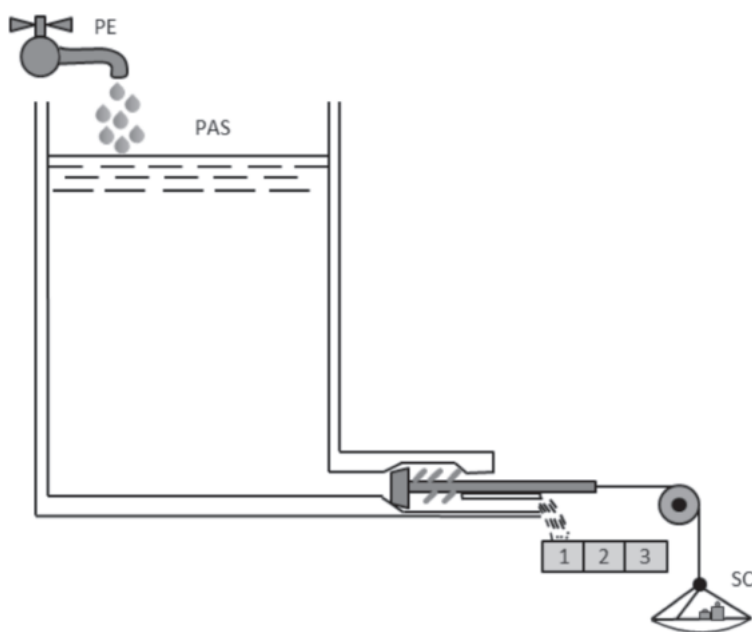


FIGURE 4. Le modèle psychohydraulique de Lorenz ou modèle de la double quantification. PE : production d'excitation endogène ; PAS : potentiel d'activité spécifique ; SC : stimulus clé. D'après Lorenz (1950).



FIGURE 5. Les actes instinctifs. Le roulage de l'œuf chez l'oie grise constitue, selon Lorenz, le prototype même de l'acte instinctif. Il est déclenché par un stimulus extérieur (l'œuf) et se poursuit même si le stimulus est subtilisé par l'expérimentateur. L'acte peut disparaître s'il est répété trop souvent. Enfin, le seuil à partir duquel l'acte est déclenché s'abaisse entre deux répétitions.

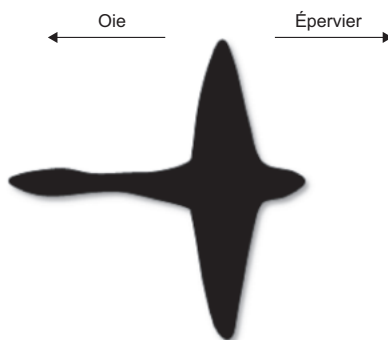


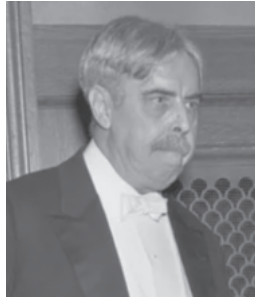
FIGURE 6. La méthode des leurres. Elle consiste à présenter à l'animal un modèle du stimulus naturel. Elle a pour vocation d'identifier les stimuli signaux déclencheurs propres à chaque espèce et de préciser leur potentiel à susciter une réponse comportementale. À gauche, un leurre imitant la tête d'un goéland adulte et permettant d'étudier le comportement de quérmande d'un jeune goéland. À droite, exemple de silhouette ambivalente utilisée par Tinbergen et Lorenz pour étudier la réponse comportementale des oies cendrées. Le déplacement de la silhouette vers la gauche simule le déplacement d'un congénère sans susciter de réponse d'alerte, alors que le déplacement de la même silhouette vers la droite simule le vol d'un épervier et provoque une réaction d'alerte chez les oies. D'après Tinbergen (1948).

2.2. *Le behaviorisme*

Il est également important de situer le développement des fondements de l'éthologie objectiviste dans le contexte d'une forte opposition, notamment de la part de Lorenz, avec les points de vue et les pratiques de la psychologie développée sur le continent américain à la même époque, à l'origine du **behaviorisme**. Le concept d'instinct, tel que l'élabore Lorenz, est aussi une manière de s'écarter de la vision traditionnelle de la psychologie sur le comportement. Lorenz juge l'approche de la psychologie bien trop éloignée des sciences de la nature et s'offusque de la cécité de cette même psychologie au spectacle qu'offrent les comportements des animaux dans leur milieu naturel. Sont visés les psychologues américains tels que John B. Watson (1878-1958), chef de file du behaviorisme, Edward Thorndike (1874-1949) ou encore Robert Yerkes (1876-1956).



John B. Watson
(1878-1958)



Edward L. Thorndike
(1874-1949)



Robert M. Yerkes
(1876-1956)

FIGURE 7

À son époque, Watson a largement renouvelé le champ de la psychologie en privilégiant une approche où l'introspection comme méthode d'analyse, la conscience et autres états mentaux sont exclus en tant que sujets d'étude, parce que jugés inaccessibles. À ses yeux, il convient donc de ne s'attarder que sur les comportements observables et sur les connexions entre des stimuli et les réponses des sujets. Même les actes les plus complexes trouvent leur explication dans des composants élémentaires reposant sur la notion de stimulus-réponse. L'apprentissage est au cœur des questions du béhaviorisme et de l'explication qu'il donne de l'expression des comportements. Dans la mesure où la psychologie porte essentiellement son regard sur des lois générales de l'apprentissage, la diversité des espèces étudiées revêt dès lors une importance relative, et une espèce s'impose essentiellement pour des raisons pratiques : le rat. L'absence de référence à la théorie de l'évolution, à la valeur taxonomique des comportements, au caractère adaptatif des comportements, au milieu de vie des espèces, ainsi que la contribution quasi exclusive accordée à l'apprentissage et aux processus de conditionnement comme explication au contrôle et à l'expression des comportements suffisent pour que les objectivistes déniaient tout intérêt au projet béhavioriste et justifient, par là même, leurs propres positions et leur approche.

3. Les critiques adressées au concept d'instinct de Lorenz

Pour sa part, Lorenz distingue les comportements innés des comportements appris. Les comportements innés sont stéréotypés et constants dans leur forme. Ils constituent une caractéristique de chaque espèce, et peuvent être observés chez les sujets élevés en isolement ainsi qu'en absence de tout entraînement. Certains actes instinctifs peuvent apparaître tardivement, et dans leur forme définitive dès leur première expression, par un simple processus de maturation. Ce point permet de les distinguer d'autres comportements qui sont appris. Les développements théoriques de Lorenz et Tinbergen ont peu à peu retenu l'attention et l'intérêt des spécialistes du comportement, à la fois zoologistes et psychologues, situés aux États-Unis. Les discussions ne tarderont pas à faire ressortir un certain nombre de critiques adressées à la notion d'instinct, visant la simplicité des modèles présentés, le caractère discutable d'une séparation entre com-

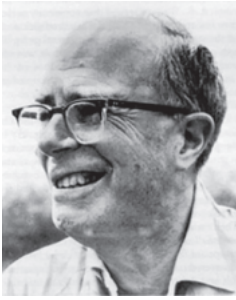
portements **innés** et **acquis**, et la faiblesse des méthodes proposées pour les caractériser. Ainsi, le développement de la cybernétique dans les années 1950 permettra de souligner dans le modèle de Lorenz l'absence de référence à des processus de rétroaction dans le contrôle et la régulation des actes exprimés. La critique la plus détaillée et la plus structurée qui fera date est celle d'un étudiant de Théodore Schneirla de l'université de Rutgers, Daniel Lehrman (1953). Lehrman (1919-1972) se livre à une analyse détaillée du concept d'instinct proposé par Lorenz et à une réfutation des éléments théoriques qui le soutiennent. Il s'oppose à la distinction opérée par Lorenz entre comportements innés et acquis et critique de manière vigoureuse les expériences de privation si chères à Lorenz pour rendre compte de l'innéité des comportements. Selon Lehrman, les expériences d'isolement permettent seulement de conclure sur l'absence d'effet de certains facteurs environnementaux, mais ne peuvent certifier le caractère prédéterminé d'un comportement et n'informent en rien sur la manière dont il se développe. En s'appuyant sur les travaux de Kuo (1932), Lehrman soutient l'idée que même l'animal le plus isolé est susceptible d'être sa propre source d'expériences. L'idée d'une maturation des comportements innés envisagée par Lorenz est également contestée par Lehrman qui juge qu'elle vide de sens la notion de développement comportemental qui doit être envisagée, selon lui, dans le cadre d'interactions entre **maturation** et **expérience** à tous les stades de développement (voir chapitre 2).



FIGURE 8

Daniel S. Lehrman
(1919-1972)

En somme, une partie des critiques de Lehrman vise à reprocher l'absence de regard critique de la part de Lorenz et Tinbergen sur le concept d'instinct, et leur manque d'attention sur la complexité des processus de développement. Lorenz n'appréciera guère les critiques de Lehrman et continuera à défendre sa conception de l'innéité des comportements. En revanche, Tinbergen se montrera beaucoup plus sensible, au point de reconnaître la simplicité des modèles présentés quelques années auparavant par Lorenz et lui-même, la pauvreté sémantique et le caractère inapproprié de l'usage du terme « instinct ». Dans les années qui suivront, Tinbergen contribuera à ce que l'ontogenèse des comportements constitue un des champs majeurs d'exploration de l'éthologie (voir chapitre 2). Cette concession faite à Lehrman amorcera l'éclipse de l'éthologie objectiviste. En Angleterre, les remarques de Lehrman trouvèrent une véritable écoute auprès des éthologistes des écoles de Cambridge et d'Oxford, et leur place dans les futurs développements de l'éthologie anglaise dont David Lack (1910-1973), William Thorpe (1902-1986), Robert Hinde (1923-2016) et Patrick Bateson (1938-2017) seront les principaux artisans. Les années qui suivirent les oppositions houleuses entre psychologues et éthologistes trouvèrent un épilogue fructueux de synthèses dont la plus représentative concerne l'idée que l'apprentissage représente un processus majeur dans la mise en place des comportements, mais que celui-ci s'exprime à travers les limites définies par le plan d'organisation et de développement de chaque individu (voir chapitre 9; Seligman, 1970; Hinde & Stevenson-Hinde, 1973).



David L. Lack
(1910-1973)



Robert A. Hinde



Patrick G. Bateson

FIGURE 9

4. L'éthologie en questions

En 1963, Tinbergen publie un article intitulé « *On Aims and Methods of Ethology* ». Cet article, dédié à Konrad Lorenz à l'occasion de son 60^e anniversaire, constitue une synthèse sur les différentes manières d'appréhender l'étude du comportement. La valeur heuristique de l'article s'étend bien au-delà de la mise en perspective de questions autour desquelles se structure la discipline. Il constitue un modèle et une contribution majeure aux questions en biologie de manière générale.

Le contenu du propos de Tinbergen s'inspire des distinctions opérées par Julian Huxley pour désigner les principaux thèmes à travers lesquels les phénomènes biologiques sont susceptibles d'intéresser les scientifiques, à savoir les mécanismes qui les sous-tendent, leur valeur de survie et leur dimension évolutive. À ces trois grands domaines, Tinbergen ajoutera, dans son article, un quatrième qui consiste à rendre compte de la manière dont les comportements se développent. Dans « *On Aims and Methods of Ethology* », l'objectif de Tinbergen fut donc de présenter les principales façons d'aborder l'étude du comportement : sous l'angle des facteurs de **causalité immédiate**, de leur **valeur de survie**, de leur **ontogenèse**, et de leur évolution. Il s'agit respectivement, (i) d'explorer sur le plan fonctionnel les mécanismes internes (neurobiologiques, psychologiques, psychophysiologiques) et externes (stimuli environnementaux) mis en œuvre dans l'expression des comportements (facteurs de causalité immédiate), (ii) de spécifier les fonctions que ces comportements desservent, et leurs conséquences en termes de survie et de succès reproducteur (valeur de survie), (iii) de comprendre comment un comportement est mis en place au cours de l'histoire d'un individu en spécifiant les processus développementaux (**ontogenèse**) et (iv) de déterminer comment un comportement a émergé et évolué au cours de l'histoire d'une espèce et comprendre son rôle dans les processus évolutifs (**phylogenèse**). Pour Tinbergen, une attention comparable doit être accordée à chacune des questions. Bien que possédant leur propre échelle temporelle, les deux premières questions s'inscrivent dans le présent, alors que les deux dernières font référence au passé. Les questions relatives aux fonctions comportementales et à l'évolution des comportements sont souvent regroupées sous le terme de causes « **ultimes** » alors que les questions s'inté-

ressant aux facteurs de causalité immédiate et au développement sont désignées comme des causes « **proximales** » (Mayr, 1961).

L'article de 1963 de Tinbergen illustre la maturité et la réflexion capitalisées par la communauté des éthologistes. L'éthologie s'affiche désormais comme une discipline ayant su définir ses objectifs, ses champs d'exploration, ses objets d'étude, ses méthodes d'approche et sa place dans les sciences expérimentales. En désignant l'étude du comportement sous l'angle du « comment » et du « pourquoi », l'éthologie témoignera par la suite de sa fécondité en inspirant un ensemble de disciplines telles que la neuroéthologie, l'éthopsychiatrie, l'éthopsychologie, l'écologie comportementale, la sociobiologie, l'éthologie cognitive, l'étholinguistique, pour ne citer que quelques exemples.

5. De Tinbergen à aujourd'hui

5.1. *La naissance de l'écologie comportementale et le renouveau dans les études sur l'ontogenèse des comportements*

La manière dont les études sur le comportement animal se sont structurées en Angleterre dans les années 1970 est assez symbolique de l'évolution prise par l'éthologie dans le sillage immédiat du programme de recherche de Tinbergen. On trouve en effet à partir des deux pôles universitaires de Cambridge et d'Oxford une division entre des projets relatifs à l'étude des mécanismes et de l'ontogenèse des comportements (Cambridge) et des projets centrés sur les questions ayant trait aux fonctions et à l'évolution des comportements (Oxford). Inspirée par les travaux initiés par Tinbergen, et s'enrichissant de l'essor de nouveaux outils de type mathématique et économique, et des progrès réalisés dans d'autres disciplines comme la génétique des populations, l'écologie comportementale s'est alors rapidement imposée comme une branche florissante de l'éthologie (Krebs & Davies, 1978 – voir aussi chapitre 15). Elle a été accompagnée, à plusieurs égards, par le développement de la sociobiologie dont le fondateur, Wilson, a cherché à formaliser un cadre théorique de l'étude systématique des bases biologiques des comportements sociaux (Wilson, 1975). Durant cette période, les développements théoriques de Wilson paraissent dès lors confirmer un plus grand intérêt pour les questions de nature évolutionniste que pour les questions proximales. Les concepts issus de la sociobiologie et de l'écologie comportementale ont sans doute largement contribué à cet écart en raison du nombre important d'études qu'elles ont rapidement suscité. Il ne faudrait pas pour autant considérer que l'étude des mécanismes comme celui de l'ontogenèse des comportements ait peu progressé depuis les critiques adressées par Lehrman en 1953. Ce domaine a aussi connu, dans les années 1970, des avancées majeures. Les travaux de Gilbert Gottlieb (1926-2006) sur la reconnaissance du cri maternel chez différentes espèces de canards sont à cet égard un modèle de raffinement des questions qui permettent de rendre compte de la complexité des relations entre déterminants pré- et postnatals, génomiques et non génomiques dans la construction des phénotypes comportementaux (Gottlieb, 1997). Peu d'auteurs auront contribué de manière aussi manifeste à enrichir sur le plan expérimental et théorique



FIGURE 10

Gilbert H. Gottlieb (1926-2006)

le domaine de l'éthogénèse. Son travail montre avec beaucoup d'élégance comment les dynamiques ontogénétique et écologique s'articulent et contribuent à l'expression des comportements chez le jeune et l'adulte, et comment certaines modifications au cours du développement, en donnant lieu à de nouveaux phénotypes, permettent de rendre compte des processus évolutifs. Il est étonnant de voir combien la conception probabiliste du développement des comportements de Gottlieb préfigurait déjà l'existence de mécanismes épigénétiques que la biologie moléculaire moderne ne révélera qu'une quinzaine d'années après.

5.2. *L'éthologie cognitive face aux représentations mentales et à la subjectivité des mondes animaux*

Il existe un volet de la vie animale sur lequel objectivistes et behavioristes n'auront jamais rencontré de difficultés pour s'accorder : celui des représentations mentales chez l'animal. Les deux parties ont en effet toujours refusé de considérer cet objet d'étude comme scientifiquement recevable en raison de sa connotation subjective et des risques **anthropomorphiques** qu'il pouvait contenir. Tinbergen écrivait en 1951 : « Parce que les phénomènes subjectifs ne peuvent être observés de manière objective chez les animaux, il est vain d'affirmer ou nier leur existence. De plus, attribuer des fonctions de causalité à quelque chose qui n'est pas observable conduit souvent à de fausses conclusions » (Tinbergen, 1951). Pourtant, les réflexions et les travaux du zoologiste von Uexküll (1864-1944) ne permettaient pas d'ignorer si facilement l'idée particulièrement moderne de l'existence d'un monde propre à chaque espèce et à chaque individu. Pour von Uexküll, l'animal est un sujet entouré d'objets dont certains revêtent une signification particulière et sur lesquels il lui est possible d'agir. Ce couple « perception-action », que l'auteur qualifie de « cycle fonctionnel », définit alors la construction d'un monde propre au sujet, son monde ou *Umwelt* (von Uexküll, 1909 ; 2004).



FIGURE 11

Jakob J. von Uexküll
(1864-1944)

Selon les différences des équipements sensori-moteurs que possèdent les membres de chaque espèce, on comprend (et on oublie souvent) que les mondes animaux comportent bel et bien leur part de subjectivité, et qu'un même milieu n'est pas chargé des mêmes points de vue, des mêmes qualités, des mêmes intérêts et ne conduit pas aux mêmes activités selon l'animal (et son histoire propre) auquel on s'adresse. Il est donc un devoir pour l'éthologiste de chercher à percer les « secrets » des mondes animaux en rendant compte des mondes de perception et d'action construits par chaque animal et de définir leurs contours et leur nature. On peut juger que l'entreprise comportera toujours une certaine limite dans

la mesure où il n'y a aucune raison de penser que l'Homme pourrait s'extraire de son propre cycle fonctionnel. L'accès à la diversité des mondes animaux nous serait-il alors définitivement interdit ? Et doit-on alors se ranger aux idées des éthologistes objectivistes et des behavioristes selon lesquelles chercher à spécifier la nature des mondes intérieurs des animaux ne relève pas d'une activité scientifique ? L'éthologie d'aujourd'hui n'a pourtant pas suivi cette voie. Elle n'a pas échappé à la révolution cognitive qui s'est mise en marche dans la seconde moitié du 20^e siècle, c'est-à-dire à un ensemble articulé de recherches visant à constituer une science de l'esprit. Dans le domaine du comportement animal, Griffin (1976) a été le premier à prôner, non sans une certaine provocation, l'étude de la conscience animale. Après une série de débats animés, les exhortations de Griffin à abandonner les positions behavioristes et s'engager dans l'étude des représentations internes chez l'animal posèrent les fondements de l'éthologie cognitive (Griffin, 1978). Le domaine s'avère aujourd'hui un des plus riches de l'éthologie. Il s'emploie à étudier, dans un cadre théorique totalement renouvelé, les mécanismes de base des fonctions psychologiques déjà appréhendées pour certaines par la psychologie comparée du début du 20^e siècle : les apprentissages associatifs et non associatifs, la perception, la mémoire, les facultés de discrimination, de reconnaissance et de catégorisation, les capacités de planification, ou encore les inférences logiques chez l'animal (voir chapitres 9 et 11). Ces mécanismes de base sont appréhendés pour rechercher l'existence et spécifier la nature des processus cognitifs à l'œuvre lorsque les individus sont confrontés à différents problèmes rencontrés dans leur monde physique (perception de l'espace – chapitre 3, du temps – chapitre 8, recherche et consommation de nourriture – chapitre 4, compétences numériques, de catégorisation et de concept – chapitre 11) comme dans leur monde social (communication – chapitre 6, choix du partenaire, reconnaissance sociale et individuelle – chapitres 5 et 7, apprentissage social, empathie, théorie de l'esprit, métacognition, – chapitre 10). Enfin l'éthologie cognitive ne constitue pas seulement une source d'inspiration pour les spécialistes du comportement animal, mais aussi pour la philosophie, et plus particulièrement la philosophie de l'esprit. Plus encore, ce sont les savoirs sur la frontière entre animalité et humanité, l'anthropologie et l'éthique qui sont invités au débat. À ce titre, les questions soulevées et les développements acquis dans ces domaines ne sont pas étrangers aux avancées toujours plus nombreuses dans le cadre de l'éthologie appliquée, et plus particulièrement en matière de bien-être animal (voir chapitre 14).

6. Conclusions

Depuis l'époque des premiers naturalistes et l'avènement de l'éthologie objectiviste, de nouveaux champs de l'éthologie se sont dessinés et sont présents aujourd'hui. À en croire différents observateurs, la diversité des interactions développées par l'éthologie avec des disciplines voisines aurait conduit les études du comportement animal à perdre quelque peu de son unité. Avant tout il nous paraît aussi légitime de voir dans la multiplicité de ces interactions la reconnaissance de la pertinence des questions et des modes d'investigation qu'aura fait naître l'éthologie, de son potentiel à inspirer d'autres domaines, d'offrir de nouvelles perspectives et de profiter elle-même de cette

synergie. Sous la plume d'Edward O. Wilson, la sociobiologie avait prédit une disparition de l'éthologie « cannibalisée » d'un côté, par la neurophysiologie et de l'autre, par l'écologie comportementale et la sociobiologie (Wilson, 1975). Lorsque Fernando Nottebohm fit pour la première fois la démonstration que le cerveau adulte des canaris avait la capacité de produire de nouveaux neurones fonctionnels (Paton & Nottebohm, 1978), le fait n'aurait, il est vrai, pu constituer qu'un résultat remarquable et instructif pour le domaine de la neurobiologie, voire de la médecine réparatrice du cerveau. Mais les nombreux travaux qui suivirent ont surtout mis en valeur la pertinence éthologique du phénomène, en montrant que cette production de nouveaux neurones constituait aussi le support d'acquisition de nouvelles syllabes dans le répertoire vocal de ces oiseaux chanteurs et jouait un rôle critique sur le plan adaptatif lors de leur période de reproduction (Nottebohm, 2004 ; 2008). Il est amusant de voir que cet exemple choisi parmi les plus élégants travaux de la neuroéthologie, où se diluent les frontières entre la neurophysiologie, la psychologie de l'apprentissage et l'éthologie, nous renvoie à travers le modèle des oiseaux au domaine de l'ornithologie si cher aux précurseurs naturalistes de l'éthologie du 19^e siècle.

Au vu de cette étonnante diversité, et des ruptures épistémologiques qui ont façonné le parcours de l'éthologie, de manière parfois inattendue, il serait hasardeux de définir les formes futures que prendra la discipline. Une chose paraît cependant fort probable. Les propositions contenues dans les questions constituant le programme de recherche de Tinbergen continueront à guider l'esprit et les approches des spécialistes du comportement, et des biologistes en général. Si les quatre champs d'étude du comportement de ce programme se conçoivent comme des domaines portés par une logique qui leur est propre, chacun offre néanmoins une dimension supplémentaire lorsqu'il s'articule avec un ou plusieurs des trois autres. Il en est ainsi lorsque les processus ontogénétiques sont appréhendés pour leur contribution aux mécanismes de l'évolution. Il en est de même lorsque, l'étude de la valeur de survie d'un comportement donné dans des conditions environnementales variables permet d'éclairer les mécanismes de prise de décision dont fait preuve un animal. Il paraît alors souhaitable que l'éthologie puisse prochainement s'engager dans la construction de liens entre les différents domaines qu'elle a investis et continue d'offrir aux futures générations d'étudiants les perspectives d'une des disciplines les plus fascinantes à explorer.

L'essentiel

Résumé

Que ce soit pour donner du sens à son existence, pour survivre ou parfois pour son propre plaisir, l'humain a toujours porté un regard attentif et curieux sur les autres espèces et leurs comportements. Plus tard, il décidera de donner un contexte scientifique à ce regard et lui attribuera un nom. C'est ainsi qu'après avoir connu différentes évolutions sémantiques, le terme « éthologie » sera retenu pour désigner l'étude des comportements des espèces animales. À partir de ses origines naturalistes et évolutionnistes, des pratiques expérimentales, des contextes socioculturels et politiques, et des personnages qui ont contribué à développer et nourrir le contenu de cette discipline, l'éthologie s'est dotée, depuis un peu plus d'un demi-siècle, d'un programme scientifique ambitieux : celui de rendre compte des mécanismes, du développement, des fonctions adaptatives et de l'évolution des comportements des espèces, l'humain compris. Ce programme aura nécessité que des objectifs, des méthodes et des concepts majeurs aient été préalablement définis et, parfois, farouchement débattus. Compte tenu de ses ambitions affichées, et sans renoncer à ses origines zoologiques, l'éthologie a ainsi tout naturellement développé de multiples ramifications dans de nombreux champs disciplinaires (génétique, physiologie, neurosciences, mathématiques, psychologie, anthropologie, philosophie) la conduisant à étendre ses champs d'exploration depuis son domaine d'origine, le domaine des Sciences de la Vie jusqu'à celui des Sciences de l'Homme et des Sociétés. C'est le parcours historique de l'éthologie, que nous avons tenté de résumer dans ce chapitre afin de mieux souligner l'originalité, le caractère fondamental et les perspectives de cette discipline.



Résumé audio



www.lienmini.fr/19622-audio0

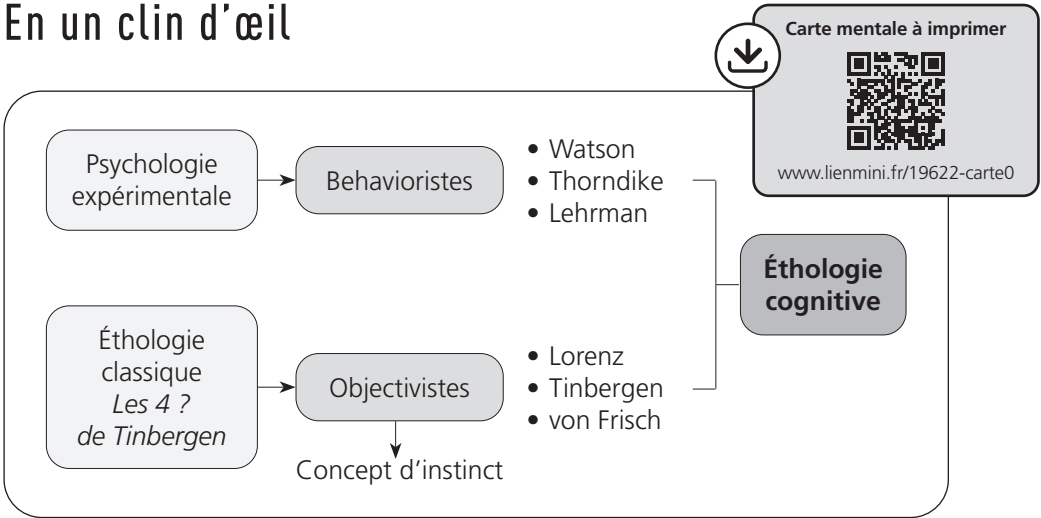
Questions pour mieux *retenir*

1. Quels sont les pratiques et les courants scientifiques qui ont inspiré la naissance de l'éthologie ?
2. Quelles sont les grandes figures de l'éthologie et comment ont-elles contribué à son développement ?
3. Quels sont les critères qui définissent les actes instinctifs selon l'éthologie objectiviste ?
4. Quels sont les principaux domaines sur lesquels se sont opposées l'éthologie objectiviste et la psychologie comparée dans la première moitié du 20^e siècle ?
5. Quelles sont les principales critiques énoncées par Lehrman à l'adresse du concept d'instinct développé par Lorenz ?
6. Quels sont les questions et les domaines d'étude suggérés par Tinbergen pour l'éthologie ?
7. À quoi se rapportent les causalités proximales et ultimes ?
8. Comment expliquer le manque d'intérêt pour les représentations mentales des animaux de la part de l'éthologie objectiviste et de la psychologie comparée au cours de la première moitié du 20^e siècle ?
9. Quel domaine de l'éthologie a pour vocation d'étudier les représentations mentales chez les animaux ?

Questions pour mieux *réfléchir*

1. Pourquoi la question de l'inné et de l'acquis apparaît-elle aujourd'hui comme un débat obsolète dans le cadre des études portant sur le déterminisme des comportements ?
2. Quelles sont les raisons qui permettent de considérer l'éthologie comme une discipline à la croisée des chemins entre les sciences humaines et les sciences biologiques ?
3. Pourquoi l'éthologie constitue-t-elle une discipline intégrative ?
4. Pour quelles autres disciplines l'éthologie s'avère-t-elle une source d'inspiration et de connaissances ?
5. Pourquoi est-il légitime de penser que les animaux ont une représentation du monde qui leur est propre ? En quoi cela est-il d'une importance capitale pour comprendre le comportement animal ?

En un clin d'œil



Les méthodes d'étude du comportement animal

Par Odile Petit

OBJECTIFS

- Préciser les méthodes utilisées en éthologie.
- Comprendre quelles méthodes sont les plus adaptées pour répondre à la question qu'on se pose.
- Avoir conscience des biais méthodologiques en éthologie et savoir comment les éviter.
- Découvrir comment les nouvelles technologies peuvent nous aider à récolter et à analyser nos données.

SOMMAIRE

1. Description et identification des comportements	32
2. Conditions d'observation	34
3. Méthodes de mesure	37
4. Test de concordance entre observateurs	39
5. Matrices et réseaux sociaux	40
6. L'enregistrement des données comportementales à distance	43
7. Les réseaux de neurones et l'intelligence artificielle au service de l'étude du comportement animal	45
8. L'intégration de mesures complémentaires dans nos scénarios explicatifs du comportement	45
9. Conclusion	46

MOTS-CLÉS

Conditions d'observation. Description des comportements. Durée. Échantillonnages. Enregistrement. État. Événement. Fréquence. Habituation. Reconnaissance individuelle. Relations sociales. Salve. Séquence.

Introduction

Étudier le comportement, c'est rendre compte de ce qu'un animal fait, où, quand, comment et pourquoi. Le « Quoi » correspond à la description du comportement de l'animal. Le « Où » correspond à la composante spatiale du comportement, au lieu géographique ou à la position par rapport à d'autres individus. Le « Quand » représente la composante temporelle du comportement comme la saison, le jour, l'âge de la vie, la durée du comportement, la position dans une séquence. Le « Comment » consiste à décrire les aspects moteurs et physiologiques du comportement et à analyser les stimuli impliqués. Le « Pourquoi » traite de la motivation de l'animal et des conditions (p. ex. stimuli) générales qui conduisent l'animal à se comporter ainsi.

1. Description et identification des comportements

On peut décrire un comportement de manière formelle ou de manière fonctionnelle.

Une **description formelle** du comportement est effectuée en termes de posture ou de mouvement. Il s'agit d'une description spatiotemporelle qui ne fait appel à aucune interprétation sur la signification du comportement (p. ex. mimique faciale « bouche ouverte, regard fixe », voir figure 1.1).

Une **description fonctionnelle** incorpore au contraire une référence à la fonction du comportement. Cela revient à décrire un comportement par ses conséquences (si on reprend l'exemple précédent, on dira de la mimique faciale « bouche ouverte, regard fixe » qu'elle est une menace bouche ouverte).

Il est préférable de privilégier les descriptions formelles chaque fois que cela est possible, car elles sont plus objectives. En effet, un comportement peut avoir plusieurs fonctions selon le contexte dans lequel il apparaît, et les descriptions fonctionnelles ne peuvent alors rendre compte de la totalité du phénomène (p. ex. « présentation de l'arrière-train » comparé à « présentation sexuelle »). Cela peut entraîner une démultiplication des comportements qui finalement ne correspondent qu'à un seul et unique comportement qui surviendra dans différents contextes (p. ex. chez les macaques, la monte qui peut être réalisée soit dans un contexte de reproduction, soit dans un

contexte social, pour apaiser ou jouer). Pour décrire le comportement d'un animal, il faut le décomposer en unités (également appelées items). L'ensemble des unités décrites dans une espèce forme le **répertoire comportemental** ou **éthogramme** de l'espèce. On peut reconstituer une séquence de comportements à partir d'un enchaînement d'unités comportementales.



FIGURE 1.1. Mâle macaque rhésus effectuant une menace bouche ouverte regard fixe (photo A. De Marco).

Quand on décide d'étudier une espèce, il faut commencer par rechercher l'éthogramme qui lui correspond. Si ce répertoire n'a pas été publié, il est très important d'en établir un, en veillant à privilégier les descriptions formelles des différentes unités comportementales (voir ci-dessus), et de le diffuser le plus largement possible. En effet, un éthogramme commun permettra la comparaison de différentes études portant sur une même espèce. Une diffusion optimale passe par la publication de ce répertoire dans un journal scientifique, mais il est reconnu qu'actuellement, ce genre d'article rencontre peu d'intérêt. Il faut donc trouver d'autres moyens de diffusion (sites internet institutionnels ou de sociétés savantes).

Une fois qu'une unité comportementale est isolée, de façon plus ou moins arbitraire, il faut la définir et la décrire le plus précisément possible. Par exemple, la menace bouche ouverte (figure 1.1) est décrite ainsi : la bouche est largement ouverte en direction de l'adversaire, cette expression est silencieuse et accompagnée d'un regard fixe où l'émetteur fixe son opposant dans les yeux, l'expression est silencieuse. Il peut y avoir rétraction du scalp. Ce comportement est très répandu chez les primates non humains. Accompagner la description de photographies ou de vidéos permet de limiter les erreurs d'identification du comportement en question.

Le type de définition adopté pour un comportement a une influence sur la manière de le mesurer. La composante temporelle est particulièrement importante lorsqu'il s'agit de mesurer un comportement. En fonction de la durée et de la fréquence, on peut distinguer un état, d'un événement et d'une salve.

L'**état** est défini comme le comportement d'un individu engagé dans une activité qui dure (p. ex. alimentation, sommeil). Un état est classiquement mesuré en durée à l'aide d'un chronomètre. Le début et la fin d'un état peuvent définir un épisode. Plusieurs épisodes peuvent être enregistrés sur une durée d'observation définie au préalable (p. ex. la journée).

Comprendre les comportements animaux et leurs mécanismes

Anne-Sophie Darmaillacq

est Enseignante-chercheuse à l'Université de Caen Normandie. Elle étudie la cognition périnatale et la construction comportementale chez les céphalopodes.

Frédéric Lévy

est ex-Directeur de Recherches à l'INRAE, Nouzilly. Il a étudié le comportement maternel chez les mammifères et plus particulièrement ses mécanismes physiologiques, sensoriels et neurobiologiques.

L'équipe qu'ils coordonnent est constituée de Aurore Avargues-Weber, Marilyn Beauchaud, Aline Bertin, Xavier Boivin, Dalila Bovet, Gérard Coureaud, François-Xavier Dechaume-Moncharmont, Vincent Fourcassé, Gilles Gheusi, Marine Grandgeorge, Cécilia Houdelier, Léa Lansade, Sophie Lumineau, Audrey Maille, Odile Petit et Bernard Thierry.

Qu'est-ce que l'éthologie, ses concepts, ses méthodes ? Comment l'animal utilise-t-il son espace, exploite-t-il les ressources alimentaires, construit-il son monde social ? Quelle est la nature des processus cognitifs à l'œuvre ? Quelle est la part explicative de la personnalité dans le comportement ?

Complète, cette introduction à l'éthologie – science biologique du comportement résidant dans l'observation des animaux – propose, grâce à son approche multidisciplinaire, une vision particulièrement intégrative du monde animal. Ce manuel présente la particularité d'exposer, par plusieurs chercheurs spécialistes d'un domaine, outre les thématiques classiques de l'éthologie, les différentes méthodologies de cette discipline et certains concepts nouveaux comme celui de la personnalité animale.

Cette 3^e édition comprend :

- une mise à jour complète sur base des dernières études ;
- deux nouveaux chapitres sur les émotions et la conservation des espèces.

RESSOURCES NUMÉRIQUES

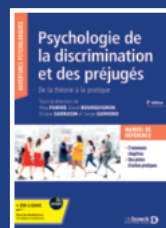
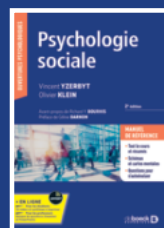
Pour les étudiants :

- Résumés audio
- QCM et Vrai ou faux interactifs
- Cartes mentales à imprimer

Pour les professeurs :

- PowerPoints®
- Banque de questions d'examen

DANS LA MÊME COLLECTION



ISBN : 978-2-8073-1962-2



26,90 €

deboeck
SUPÉRIEUR



Dans le cadre du Système Européen de Transfert de Crédits (E.C.T.S.), ce manuel couvre les niveaux Licence (Baccalauréat/Bachelor) 2 et 3 et Master 1.