



Ce demi-siècle d'éthologie

Michel Kreutzer

► To cite this version:

Michel Kreutzer. Ce demi-siècle d'éthologie. Histoire de la recherche contemporaine : la revue du Comité pour l'histoire du CNRS , 2015, IV (1), pp.26-43. 10.4000/hrc.941 . hal-01478447

HAL Id: hal-01478447

<https://hal.parisnanterre.fr/hal-01478447>

Submitted on 5 Dec 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ce demi-siècle d'éthologie

Michel Kreutzer

L'animal, un miroir pour l'humain

L'éthologie voit s'affronter depuis cinquante ans des théories scientifiques aussi bien que les convictions et les idéologies implicites des chercheurs. L'animal est en effet une source inépuisable de débats depuis que l'on considère, avec Darwin¹, que tous les êtres vivants, y compris l'homme, appartiennent à l'ordre de la nature. Cependant, nombre d'études académiques placent l'homme et l'animal dans des champs disciplinaires nettement séparés : d'un côté, les sciences humaines et sociales, de l'autre, les sciences de la nature ; l'homme et la culture d'une part, l'animal et la nature de l'autre.

Mais en fait, lorsqu'elle ne s'intéresse qu'à l'animal, la situation académique de l'éthologie n'est pas plus paisible pour autant. Ainsi, les rôles respectifs de l'inné et de l'acquis, des gènes et de l'environnement dans le déterminisme des performances comportementales et des compétences cognitives, sont des thèmes de discussion récurrents. De plus, l'animal n'est pas en soi un objet d'étude bien homogène, que l'on pourrait en bloc opposer à l'humain. Ne devrait-on pas parler plutôt des « animaux », puisque, si une fourmi et une drosophile sont proches l'une de l'autre, elles sont bien différentes d'un pigeon, d'un chimpanzé ou d'une baleine ? Force est également de constater que les espèces les plus étudiées varient selon les époques, et que les « modèles » qui ont la faveur des scientifiques vont être bien différents selon les écoles de pensée, la culture scientifique locale, l'accessibilité des animaux, les lieux d'étude - nature ou laboratoires. Mais la raison d'être de toute théorie est d'atteindre à l'universel au-delà du singulier.

Konrad Lorenz, Niko Tinbergen et Karl von Frisch ont largement contribué à la création et à la consécration de l'éthologie au cours de ce dernier demi-siècle. Tous trois ont du reste été récompensés par un prix Nobel en 1973, et on peut légitimement considérer leurs travaux et leurs idées comme étant à l'origine du renouvellement de notre conception de la vie des animaux. Cependant, notre intention étant de brosser un panorama de l'éthologie, nous emploierons cette dénomination dans son sens large, pour désigner, comme on le fait usuellement, les différentes approches de la vie de relation des animaux, et non pas les seules théories objectivistes des initiateurs nobélisés. Enfin, au-delà des auteurs, des lieux, des espèces, des expériences et des résultats, c'est l'histoire des idées qui ont présidé aux nouvelles conceptions de l'animal et, par là-même de l'humain, que nous avons voulu mettre en avant.

Une rengaine chahutée par un air nouveau

¹ Darwin, Charles, *On the origin of species*, London, John Murray, 1859. Darwin Charles, *The descent of man, and selection in relation to sex*, London, John Murray, 1871.

Dès le milieu du XXe siècle, pour la plupart des auteurs et en droite ligne de la pensée darwinienne, le comportement est le résultat d'une adaptation, au même titre que l'anatomie et que la physiologie. Mais deux conceptions s'affrontent alors, les uns voyant cette adaptation comme le résultat de l'ontogenèse, les autres comme celui de la phylogenèse. La première hypothèse est le plus souvent d'inspiration psychologique, la seconde fait appel à des perspectives plus naturalistes.

Les auteurs se devaient également de prendre position face à un problème embarrassant : quelle est la nature de la subjectivité animale, ce que Darwin appelait le « mental », et quelle importance lui accorder ? Mais plutôt que de tenter de répondre à ces questions, ils ont choisi, dans leur grande majorité, de se simplifier la vie en mettant la subjectivité de côté et en s'attachant à l'étude de ce qui est aisément objectivable : les stimuli auxquels un animal est sensible et les comportements qu'il élabore en réponse. Leurs études se sont donc éloignées de celles qui, autrefois, cherchaient à mesurer l'intelligence animale et de celles qui, dans le cadre de la tradition phénoménologique, s'attachaient à l'intentionnalité et aux lois de la perception. Ces dernières poursuivront cependant leur chemin par des voies parallèles, sous la plume de Buytendijk (1952)² et de chercheurs tels Thinès (1966)³ et ses successeurs, qui vont mener la psychologie de la forme et la gestalt-theorie jusqu'à nos jours, et finir par croiser la route des récentes études cognitives.

Le behaviorisme un refrain encore fredonné

Au tournant des années cinquante, le grand débat qui occupe la majorité des esprits oppose les behavioristes et les objectivistes. Nombre de behavioristes, dans la tradition de Skinner⁴, utilisent un modèle d'apprentissage « associatif » ne nécessitant pas outre mesure l'étude des états mentaux pour expliquer la mise en place des comportements. Ce modèle postule que, sous l'effet de gratifications et de punitions – renforcements positifs et négatifs –, un individu associe des stimuli (S) provenant de l'environnement avec des réponses (R) qu'il élabore. Forts de ce modèle, certains auteurs ont considéré un jeune animal comme « une page blanche » sur laquelle viendrait s'inscrire l'histoire particulière et singulière de ses stimuli-réponses récompensés ou punis.

Pour Skinner et de nombreux behavioristes « radicaux » de la première époque, la singularité des anatomies périphériques d'un pigeon, d'un rat ou d'un singe, suffit pour expliquer la spécificité de leurs comportements. Ainsi, ce qui va différencier ces espèces, c'est d'une part la manière dont elles discriminent les stimuli provenant du milieu — leurs capacités perceptives —, d'autre part la manière dont elles agissent sur le monde — les performances motrices de leurs pattes, ailes, mains, etc. Le système nerveux ne ferait qu'associer, sous l'effet des renforcements, les stimuli perçus et les réponses motrices qui sont efficaces. Cette conception répond parfaitement au principe de parcimonie formulé par Morgan à la fin du XIXe siècle⁵, à savoir : « En aucun cas nous ne devons interpréter une action comme l'expression d'une faculté complexe et supérieure si cette action peut être expliquée par des processus psychologiques d'un niveau simple ou inférieur. »

² Buytendijk F. J. J., *Traité de psychologie animale*, PUF, 1952.

³ Thinès Georges, *Traité de psychologie animale*, PUF, 1966.

⁴ Skinner Burrhus Frederic, "A case history in scientific method", *American Psychologist*, n°11, 1956, p. 221-233.

⁵ Roitblat Herbert L., *Introduction to comparative cognition*, New York, W.H. Freeman and Company, 1985, p. 32.

Des objections vont cependant s'élever à l'encontre du behaviorisme. D'une part ce paradigme « universel » S-R s'applique à des apprentissages de types fort différents, et d'autre part il néglige trop les particularités propres à chaque espèce pour satisfaire des auteurs qui, eux, y sont attachés, fidèles en cela à la tradition zoologiste et naturaliste.

L'objectivisme gagne le cœur des chercheurs

Dans cette lignée zoologiste, Lorenz⁶ et Tinbergen⁷ tentent alors de démontrer que l'étude du comportement n'a de sens que si elle se mène en milieu naturel. Pour ce faire, ils établissent des « éthogrammes », à savoir des descriptions précises de successions d'actes que produisent les individus d'une espèce dans une situation particulière. Ils qualifieront leurs études d'« objectives », d'où l'appellation de leur approche : l'objectivisme. Ces travaux, qui privilégient les comportements produits lors des parades de séduction et d'agression, conduisent leurs auteurs à conclure que tous les individus d'une même espèce présentent des comportements stéréotypés, interprétés comme le résultat de prédispositions innées. De même que la morphologie et la physiologie, le comportement s'affirme dès lors comme une adaptation phylogénétique. Nombre d'auteurs appliquant cette thèse à l'humain le conçoivent comme préprogrammé par l'évolution biologique. Nous retrouvons là le cadre conceptuel de la théorie darwinienne de l'évolution, d'où l'intérêt que les Écoles d'Oxford et de Cambridge porteront à ces travaux.

Selon les objectivistes, la structure du système nerveux central propre à chaque espèce la contraint dans la manière de percevoir et d'agir dans son environnement physique et social. Cette thèse se verra confortée par les modèles d'organisation des centres nerveux conçus par le neurophysiologiste von Holst et ses collaborateurs⁸. En stimulant les cerveaux d'animaux aux moyens d'électrodes implantées, ces auteurs montrent qu'on peut provoquer des mouvements semblables à des conduites naturelles. Ils retiennent de leurs expérimentations que l'organisation des mouvements est hiérarchisée, qu'elle se compose d'actes simples s'emboîtant de manière à aboutir à des comportements plus complexes, et que le déclenchement d'un comportement ne nécessite pas nécessairement un stimulus préalable venant du monde extérieur ; une activation d'origine centrale suffit.

La technique des leurres⁹ permet aux objectivistes de rechercher expérimentalement comment un animal perçoit le monde physique et social dans lequel il vit. Ils montrent par exemple que, chez un poisson comme l'épinoche, la vue d'une boule argentée imitant le ventre d'une femelle suffit pour déclencher la parade nuptiale d'un mâle au printemps (une danse en zigzag). Tinbergen¹⁰ conçoit donc que des stimuli déclencheurs particuliers activent des processus perceptifs, les IRM (Innate Releasing Mechanisms), dont les compétences ont été sélectionnées au cours de l'évolution pour reconnaître des congénères. Mais il remarque aussi que la danse en zigzag est susceptible

⁶ Lorenz Konrad. Z., "The evolution of behaviour", *Scientific American*, Vol 199(6), December 1958, p. 67-83.

⁷ Tinbergen Niko, *The study of instinct*, New York, Oxford, Oxford University Press, 1951. Traduction Française, *L'étude de l'instinct*, Paris Payot, 1953.

⁸ Holst Erich von, Saint Paul Ursula von, "Electrically controlled behaviour", *Scientific American*, n° 206, March 1962, p. 50-59.

⁹ Leurre : contrefaçon simplifiée d'un signal complexe, acoustique ou visuel.

¹⁰ Tinbergen Niko, "The Curious Behavior of the Stickleback", *Scientific American*, December 1952, n°193, p. 22-26.

d'apparaître sans stimulus déclencheur issu de l'environnement, et que, dans ce cas, c'est un processus central, la pulsion, qui la provoque dès lors qu'elle atteint un niveau important. Ces résultats rejoignent ceux que von Holst obtenait au moyen d'une approche neurophysiologique.

Les théories objectivistes font de l'évolution biologique le processus qui diversifie et sélectionne des moyens efficaces pour survivre et se reproduire. S'appuyant sur ce principe, Lorenz¹¹ compare les parades nuptiales de différentes espèces de canards afin de retracer l'« histoire évolutive » de ces conduites. Il constate que certaines espèces nettoient leurs plumes pendant leurs parades, tandis que d'autres se contentent de les effleurer et que le canard mandarin les exhibe et en fait un ornement d'apparat. Selon cet auteur, le comportement de toilettage des plumes s'est modifié au fur et à mesure de l'évolution ; soit des mouvements mimant un toilettage sont venus s'y substituer, soit des modifications anatomiques sont venues souligner le mouvement initial, avant de le remplacer. Bref, en s'étayant sur des processus ancestraux, de nouveaux mécanismes se construiraient pour finalement s'émanciper de leur origine.

Mais les objectivistes ne s'intéressent pas qu'à la phylogenèse. Pour sa part, Tinbergen distingue quatre grandes approches dans l'étude du comportement animal. À la phylogenèse et à l'étude des fonctions (essentiellement survivre et se reproduire), il ajoute l'approche causale et l'ontogenèse. C'est d'ailleurs grâce au développement de ces deux dernières approches que l'éthologie objectiviste va se voir dépassée. L'étude causale, celle des mécanismes nerveux et hormonaux qui sous-tendent le comportement et la perception, débouchera sur le domaine des « neurosciences comportementales et cognitives ». Quant à l'ontogenèse, les objectivistes s'y intéresseront plus particulièrement avec l'étude de l'empreinte. Ce mécanisme constitue un apprentissage particulier, celui de l'image parentale grâce à laquelle un animal pourra, une fois adulte, diriger ses comportements sexuels en procédant à une généralisation vers des membres de son espèce.

Premières fausses notes

En fait, l'unanimité des auteurs ne s'est pas faite pour considérer l'objectivisme comme le sésame donnant accès à l'entière compréhension du comportement animal. Ainsi, l'empreinte conçue comme un apprentissage irréversible, sans renforcement, s'effectuant durant une période sensible limitée au début de la vie, est la source de vifs débats. Les épigénètes, héritiers du behaviorisme, cherchent quant à eux à démontrer que les apprentissages associatifs ne sont pas des « artefacts » observés uniquement dans des conditions artificielles de laboratoire. Schneirla¹², Lehrman¹³ et Rosenblatt¹⁴ accumulent les preuves établissant que c'est à tort que les objectivistes mettent certains comportements au compte de l'inné, alors qu'il s'agit d'apprentissages de type associatif précoces, voire très précoces, puisqu'ils s'effectuent dans l'œuf chez certains oiseaux et dès la naissance chez les mammifères. S'appropriant les remarques anciennes de Skinner (voir plus haut), ces auteurs soulignent également que les objectivistes négligent par trop la morphologie

¹¹ Lorenz Konrad Z., "The evolution of behaviour", *Scientific American*, Vol 199(6), December 1958, p.67-83.

¹² Schneirla, T.C., "Aspects of stimulation and organisation in approach/withdrawal processes underlying vertebrate behavioral development", *Adv. Study Behav.*, n°1, 1965, p.1-74.

¹³ Lehrman Daniel S., "A critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behavior", *Quart Rev. Biol.*, 28, 1953, p.337-363.

¹⁴ Rosenblatt J.S., "Learning in newborn kittens", *Scientific American*, n°227, 1972, p.18-25.

périphérique pour expliquer les différences comportementales et perceptives entre espèces. S'ensuivront de nombreuses recherches consacrées à l'ontogénèse et à la « psychologie animale développementale ».

Nécessité d'une synthèse

Les progrès techniques dans le domaine de l'analyse et de la synthèse acoustiques permettent, durant les années cinquante et soixante, d'étudier la communication acoustique animale. En référence aux thèses et aux travaux de Thorpe, un nouveau modèle animal est introduit : l'apprentissage du chant chez les oiseaux. Au terme de nombreuses expériences princeps, Thorpe¹⁵ a montré que, pour chanter normalement une fois adulte, un pinson mâle doit entendre durant les premiers mois de sa vie des chants normaux émis par d'autres mâles de son espèce, les femelles ne chantant pas. En isolation acoustique, et donc sans modèle, il peut émettre correctement les cris typiques de l'espèce, mais il ne chantera jamais normalement. Toutefois, lorsqu'on lui diffuse par haut-parleur des chants de différentes espèces dont la sienne, il possède des prédispositions pour sélectionner et mémoriser les chants de pinsons qu'il chantera à son tour une fois qu'il aura atteint l'âge adulte. Notons également que des jeunes pinsons élevés en groupe développent ensuite des chants très similaires, quels que soient les modèles qu'ils ont entendus précédemment. Cette observation met en évidence l'importance des imitations et des facilitations sociales. Elle permet de rendre compte de l'origine des dialectes observés dans la nature. Lors de ces apprentissages, il n'est à aucun moment nécessaire de récompenser les individus pour les guider vers les modèles à imiter et les vocalisations à produire. En d'autres termes, il s'agit là d'apprentissages qui échappent au modèle conçu par le behaviorisme.

Les expériences d'apprentissage de chants menées ensuite par Marler¹⁶ sur d'autres espèces confirment en grande partie les travaux de Thorpe : elles montrent que, pour chanter normalement, un oscine doit entendre des modèles de son espèce durant les premiers mois de sa vie, et qu'il possède de fortes prédispositions pour apprendre préférentiellement des chants de ses congénères. Le répertoire est dès lors souvent fixé pour toute la vie. Toutefois, d'autres études ont mis en évidence que certaines espèces dérogent à ce principe : elles peuvent réapprendre de nouveaux chants à différents moments de leur vie, surtout sous l'influence de contacts sociaux. Lors du développement de leurs chants, les jeunes produisent des sortes de « babils », au sein desquels on peut percevoir des vocalisations et des combinaisons qui disparaîtront à l'âge adulte. Les auteurs parlent à ce propos « d'apprentissage sélectif » : les individus produisent un large spectre de vocalisations, puis éliminent celles qui ne correspondent pas au modèle « retenu » pour composer le chant adulte (Marler, Terrace, 1984)¹⁷. Ces résultats pourraient donner l'impression de conforter l'objectivisme, alors qu'en réalité ils le questionnent, ainsi que nous allons le voir.

Grâce à de nouveaux moyens techniques, une analyse plus précise des chants d'oiseaux a révélé une grande complexité syntaxique et phonologique, notamment chez des espèces développant des

¹⁵ Thorpe William H., "The learning of song patterns by birds, with special reference to the song of the chaffinch, *Fringilla coelebs*", *Ibis*, n°100, 1958, p.535-570.

¹⁶ Marler Peter, "A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows", *J. Comp. Physiol. Psychol.*, n°71, 1970, p.1-25.

¹⁷ Marler P., Terrace H. S., *The Biology of Learning*, Berlin, Springer, 1984.

chants longs, comme le troglodyte, la grive, le merle, l'alouette et le rossignol. Les auteurs ont alors postulé, dans la lignée du concept objectiviste de déclencheur pour la morphologie, qu'il existe des « sites » ou séquences particulières du chant qui doivent être plus particulièrement dédiés à certaines fonctions. Des sites actifs, en quelque sorte, qui, par exemple, pourraient adresser des signaux plus particulièrement dirigés vers les congénères mâles afin d'assurer la fonction territoriale.

Afin de tester cette hypothèse, des auteurs tel Brémond en France ont découpé les chants en différentes séquences (antérieures, postérieures, etc.) pour les diffuser séparément, en espérant voir réagir à l'une ou à l'autre d'entre elles tel ou tel individu. Dans la plupart des cas, l'expérience s'est traduite par un échec : aucune séquence n'avait une fonction particulière et n'était adressée à des individus en particulier. Plus déroutant encore : en intervenant soit sur la syntaxe soit sur la phonologie d'un chant, on a pu vérifier que des types de syllabes et des combinaisons ne confèrent pas un sens particulier à un passage de ce chant. En effet, si l'on modifie l'ordre de ces syllabes ou leur forme, voire si on les dispose dans un complet désordre, on n'aboutit au mieux qu'à diminuer l'intensité des réponses, sans altérer pour autant le sens général du signal (Kreutzer, Brémond, 1986)¹⁸. En l'occurrence, et contrairement au langage humain, la sémantique du chant des oiseaux ne semble pas contrainte par une syntaxe ou une phonologie très stricte, et il n'y a pas de sites déclencheurs de comportements particuliers. Mais à quelle logique ces chants correspondent-ils ?

Pour tenter de répondre à cette question, on a fait de nécessité vertu, comme cela arrive parfois en science : on s'est détourné de la théorie objectiviste et de ses déclencheurs pour s'approprier la théorie de l'information élaborée par Shannon (1948)¹⁹. Cette théorie stipule notamment qu'il est avantageux pour un signal d'être répété de multiples fois : l'information qu'il véhicule est alors plus résistante et efficace, et sa transmission est moins perturbée par les bruits du milieu. S'intéressant à la redondance des informations au sein des signaux, et considérant qu'elle est bien appropriée à une transmission dans des canaux généralement bruités dans la nature, les chercheurs ont donc fait de l'étude de l'adaptabilité du signal à son canal de transmission un thème majeur en acoustique animale (Aubin, Jouventin, 1998)²⁰. Les oiseaux sont effectivement des stratèges de la reconnaissance acoustique de leurs congénères. Si on détruit expérimentalement la syntaxe de leurs chants, ils reportent leur attention sur la phonologie ; si on détruit la phonologie, ils reportent leur attention sur la syntaxe (Becker, 1982, pour une revue de ces travaux)²¹. L'important pour eux consiste à identifier la présence d'un compétiteur, quelles que soient les conditions de l'environnement physique et social. Or, dans une communication à distance, la redondance des signaux se révèle plus utile qu'un déclencheur, qui n'offre d'efficacité qu'en proximité.

¹⁸ Kreutzer Michel, Brémond Jean-Claude, « Les effets additifs de la syntaxe et de la forme des syllabes lors de la reconnaissance spécifique chez le Troglodyte, *Troglodytes troglodytes* », *Revue canadienne de zoologie*, 64(6), 1986, p.1241-1244.

¹⁹ Shannon Claude E., "A Mathematical Theory of Communication", *Bell System Technical Journal*, vol.27, 1948, p.379-423 et p.623-656.

²⁰ Aubin Thierry, Jouventin Pierre, "Cocktail-party effect in king penguin colonies", *Proc. R. Soc. Lond.*, B 265, 1998, p.1665-1673.

²¹ Becker Peter H., "The coding of species-specific characteristics in bird sounds", p.213-252, in Kroodsma D. E., Miller Edward H, *Acoustic Communication in birds*, vol.1: production, perception and design features of sounds, New York, Academic Press, 1982.

Désormais, les travaux mettent en évidence que les relations sociales, qu'elles interviennent précocement, lors du développement, ou lorsque les individus sont adultes, influencent considérablement le sens et la valeur attribués aux chants entendus. Et on va abandonner le paradigme de la reconnaissance spécifique, qui contenait l'idée que les réactions des individus à un congénère de l'espèce sont le résultat de la phylogenèse et de prédispositions innées. Dans le même sens, Bateson (1980)²², à Cambridge, revisite radicalement les théories sur l'imprégnation et décrit comment ce processus intervient dans la construction des modèles de choix de partenaires sexuels, ni trop semblables aux parents ni trop différents. Les animaux et leur vie de relation paraissent de plus en plus mus par des mécanismes complexes, qui nécessitent des régulations lors de leur ontogenèse et jusqu'à leur pleine expression chez l'adulte.

Parallèlement, toujours à Cambridge, Hinde développe des études sur le comportement reproducteur du canari. Dans ses travaux expérimentaux comme dans ses modèles d'analyse, il tient à la fois compte des mécanismes nerveux et endocriniens, des processus d'apprentissage et de la spécificité d'une espèce. Cela lui permet de montrer que les théories behavioristes et objectivistes, loin de s'opposer, se complètent bien souvent (Hinde, 1966)²³. La phylogenèse et le patrimoine génétique contraignent les apprentissages dont une espèce est capable, mais se révèlent être aussi la source de prédispositions permettant le déploiement des compétences et performances dont une autre espèce se trouvera incapable parce qu'elle est elle-même tout autrement prédisposée (Hinde, 1973)²⁴. Ces conceptions marquent un tournant dans la manière de concevoir l'éthologie et jettent un pont vers les études menées en sciences humaines et sociales, que ces dernières portent sur la communication non verbale ou sur les propriétés de la sociabilité humaine. L'humain est de nouveau capté par les conceptions naturalistes (Chauvin, 1972)²⁵, et l'existence de continuités entre l'animal et l'humain se voit encore une fois validée.

Résolution de deux paradoxes darwiniens

Durant les années soixante-dix, l'éthologie évolue vers de nouveaux ensembles théoriques qui la dotent d'une nouvelle conception du vivant. Elle se trouve alors en mesure de répondre à deux questions majeures qui paraissaient paradoxales à la lumière de la théorie évolutive et que Darwin avait laissées en suspens. À savoir : pourquoi des animaux en aident-ils d'autres sans obtenir pour autant des avantages en termes de survie et de reproduction ? Et pourquoi les mâles sont-ils généralement plus « exubérants » que les femelles lors des parades nuptiales ?

Naissance de la sociobiologie et de la sélection de parentèle

La première question peut être reformulée en ces termes : si l'évolution et la sélection naturelle favorisent les individus les mieux adaptés pour survivre et se reproduire, pourquoi en observe-t-on

²² Bateson Patrick, "Outbreeding and the Development of Sexual Preferences in Japanese Quail", *Zeitschrift für Tierpsychologie*, [Volume 53, Issue 3, 1980](#), p.231–244.

²³ Hinde R.A., *Animal Behaviour. A synthesis of Ethology and Comparative Psychology*, McGraw-Hill, New York, 1966.

²⁴ Hinde R. A., Stevenson Hinde J., *Constraints on Learning: Limitations and Predispositions*, Academic Press, London, New York, 1973.

²⁵ Chauvin Rémy, *Modèles animaux du comportement humain*, Colloque international, (du 8 au 11 décembre 1970 à Paris), CNRS Éditions, Paris, 1972.

qui en aident d'autres et, ce faisant, diminuent leurs propres avantages ? Prenons le cas des insectes sociaux, telles les abeilles ou les fourmis, chez lesquels la plupart des individus, les « ouvrières », sont stériles tandis qu'ils nourrissent et entretiennent le couvain d'un autre individu reproducteur, la « reine ». L'évolution ne devrait-elle pas aboutir à ne sélectionner que des super-reproducteurs ?

Seule une révolution conceptuelle pouvait permettre à l'éthologie d'élucider ce problème. Qu'avions-nous l'habitude de considérer en appréhendant le vivant, sinon des individus, des êtres appartenant à des espèces, tels les lions, les abeilles, etc. Or chaque individu ne dispose que d'une existence éphémère ; il naît, se développe, puis un jour il meurt. La continuité du vivant est assurée du seul fait que ces entités se reproduisent : elles génèrent des descendants en utilisant le plus souvent la reproduction sexuée. Ce qui est permanent, dans le vivant, ce sont donc des gènes, qui, via des gamètes mâles et femelles, se combinent, passent à la génération suivante et produisent des individus qui, à leur tour, légueront des gènes à la génération suivante pour produire à nouveaux des individus, etc. Des gènes qui ne savent faire que des copies d'eux-mêmes et les transmettre.

Si ces gènes dotent un individu de compétences suffisantes pour assurer son développement, sa conservation, sa régulation et sa reproduction (ces propriétés étant considérées comme essentielles du vivant), alors ils pourront passer à la génération suivante. De plus, si ces gènes permettent à un individu particulier d'avoir des compétences supérieures à celles de ses congénères dans un milieu donné, alors il transmettra plus de gènes qu'eux à la génération suivante. C'est cette conception du vivant qui a permis de comprendre pourquoi l'évolution ne favorise pas uniquement l'existence de bons reproducteurs, vainqueurs de compétitions qui les ont opposés à d'autres, mais favorise aussi l'entraide, l'altruisme, voire l'empathie, lors de certaines interactions. Les gènes ont en effet intérêt à doter des individus apparentés de dispositions à s'entraider car, quand un individu aide un congénère portant des gènes similaires aux siens à survivre et à se reproduire, il favorise la transmission de ces mêmes gènes à la génération suivante. On conçoit ainsi le bénéfice que peut recueillir un individu stérile qui aide des apparentés à se reproduire. Ce qui peut apparaître comme s'opérant au détriment dudit individu est donc avantageux pour des gènes de l'espèce. Ce type de processus, baptisé le plus souvent « sélection de parentèle », a été théorisé par Wilson (1975)²⁶ dans *Sociobiology*, un ouvrage inspiré notamment des travaux d'Hamilton (1964 a, b)²⁷. Selon cet auteur, l'organisation du vivant et donc le comportement animal doivent être compris comme ayant pour principe « ultime » de favoriser la reproduction des gènes de génération en génération. Les individus ne seraient en quelque sorte que les « instruments » qu'utilisent les gènes afin de se multiplier. Ce ne sont donc pas tant les individus qui sont en compétition que les gènes.

Les chercheurs percevant très vite que la validité de cette théorie peut être testée, des études affectant un grand nombre d'espèces se sont multipliées, cherchant à vérifier que l'entraide, voire l'altruisme, favorise bien la transmission à la génération suivante de gènes partagés par des apparentés. Finalement, que les individus s'investissent dans des activités de coopération ou dans

²⁶ Wilson Edward O., *Sociobiology, the new synthesis*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 1975.

²⁷ Hamilton William Donald, "The genetical evolution of social behaviour, I.", *Journal of Theoretical Biology*, n°7, 1964a, p.1-16. Hamilton William Donald, "The genetical evolution of social behaviour, II.", *Journal of Theoretical Biology*, n°7, 1964b, p.17-52.

des activités de compétition, ce qui se joue en sous-main c'est la coopération entre des gènes apparentés et, par conséquent, la compétition entre des gènes de non-apparentés, pour passer à la génération suivante. Ce que souligne Dawkins (1977, 1978)²⁸ quand il parle du côté « égoïste » des gènes. On ne s'étonnera pas que cette théorie, en même temps qu'elle a connu un vif succès, ait fait l'objet de nombreuses polémiques.

Un vif succès, car elle donne d'une part une réponse théorique à ce qui paraissait un paradoxe dans la théorie darwinienne, et constitue d'autre part une hypothèse scientifiquement réfutable. C'est bien là un argument que ses défenseurs opposent à ses détracteurs : « Il suffit d'aller y voir. » De vives polémiques, car de nombreux auteurs soulignent que cette théorie justifie, au nom de la nature, l'entraide et l'altruisme entre individus génétiquement proches et apparentés. Étendue à l'humain, elle risque, au nom d'une loi « naturelle », de légitimer la discrimination sociale et de lui conférer un statut de « normalité ». D'où le débat sur l'éthique de l'entraide et de l'altruisme qui s'est ensuivi : l'éthique peut-elle avoir pour origine l'évolution, et comme cadre de référence les sciences de la nature ?

Mais cette théorie de la sélection de parentèle rencontre un autre obstacle, dû au fait qu'il n'est pas toujours simple de distinguer dans la nature les relations de parenté des relations de familiarité ; il y a là des variables qui se confondent. De plus, on rencontre de nombreux exemples d'entraide entre individus non apparentés. Cette dernière forme d'altruisme, qualifiée de « réciproque », pourrait procéder d'un autre déterminisme que le précédent : un individu en aide un autre dans l'espoir de recevoir un jour de ce dernier de l'aide en retour (Dufour et al., 2009)²⁹. Les individus sont perçus comme « calculateurs », et Franz de Wall (1982)³⁰ va jusqu'à parler, à propos de ses observations chez les primates, et notamment sur le chimpanzé, d'un « animal politique », qui construit des alliances pour obtenir du pouvoir et se reproduire. Le problème ici posé est celui de l'intentionnalité. Quelle est la subjectivité des animaux ? Les sciences cognitives, dont nous parlerons plus loin, ne seront pas pour rien dans l'élaboration de tels questionnements.

Les noces de l'évolution et de l'économie

La question de savoir pourquoi les mâles sont généralement plus « exubérants » que les femelles lors des parades nuptiales sera résolue grâce aux avancées de la Behavioral Ecology. Cet ensemble théorique et conceptuel va très vite supplanter les conceptions objectivistes et les synthèses de Hinde. Voyons comment il a émergé.

L'objectivisme de Lorenz et Tinbergen avait fait peu de cas de la variabilité interindividuelle. Celle-ci constituait cependant un principe cher à Darwin, sans lequel il ne saurait y avoir prise pour les mécanismes évolutifs. La Behavioral Ecology, quant à elle, prend en compte la diversité

²⁸ Dawkins Richard, *The selfish gene*, Oxford, New York, Oxford University Press, 1977. Traduction française, *Le gène égoïste*, Paris, Mengès, 1978.

²⁹ Dufour Valérie, Pele M., Neumann M., Thierry B., Call J., "Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans", *Biology Letters*, n°5, 2009, p.172-175.

³⁰ De Wall FBM, *Chimpanzee politics*, London, Jonathan, Cape, 1982.

intraspécifique (Krebs, Davies, 1981)³¹, Cette théorie emprunte largement ses concepts aux sciences humaines et sociales et, plus particulièrement, à la théorie des jeux. Elle considère les individus comme des « agents rationnels » qui gèrent des budgets temps-énergie pour optimiser des bénéfices et minimiser des coûts. À ce jeu, tous les individus n'ont pas les mêmes chances de succès ; selon les situations, certains sont mieux adaptés aux contraintes rencontrées. En conséquence, ces derniers ont plus de chances de survivre et de se reproduire, et ce, faisant, de transmettre leurs adaptations et d'en faire bénéficier leurs descendants. Ainsi la variabilité interindividuelle au sein d'une espèce redevient-elle un facteur pertinent en éthologie.

Ces conceptions apportent des arguments en faveur de la théorie de la sélection sexuelle. Darwin avait imaginé que le seul jeu de la sélection naturelle ne suffisait pas pour expliquer l'évolution des espèces. En dépit des réticences de nombre de ses collègues, pourtant favorables à ses thèses, il avait postulé l'existence d'un processus de « sélection sexuelle ». Les choix de partenaires sont contraints, non seulement par les compétitions que se livrent les mâles pour être en situation de choisir, mais aussi par les préférences que les femelles éprouvent pour certains types de mâles, ces préférences s'appuyant sur un goût esthétique. Cette thèse lui permettait d'expliquer la répartition non équitable entre mâles et femelles de caractéristiques comme la beauté des vocalisations, des parades, des formes et des couleurs, et le dimorphisme sexuel. Ayant constaté que les parades nuptiales sont, dans une majorité écrasante, produites par les mâles, il en déduisait que les femelles, en choisissant pour se reproduire les mâles qui possèdent les caractéristiques qu'elles préfèrent, accentuent ces caractéristiques à chaque génération. Si elles ont toutes le même modèle de préférence, cela aboutit à amplifier le dimorphisme et un type particulier de mâle.

Quant à la question de savoir pourquoi ce sont les femelles qui choisissent et non les mâles, c'est une thèse de Trivers (1972)³² qui va permettre d'y répondre : la conception « économique » du comportement appliquée à l'« investissement parental ». Il est avéré que les femelles de nombreuses espèces dépensent plus de temps et d'énergie que les mâles pour élever les jeunes ; elles ont donc logiquement plus à perdre que les mâles en cas d'échec reproducteur, comme c'est le cas dans toute « affaire » pour celui qui investit le plus. En conséquence, les femelles ont intérêt à être plus sélectives que les mâles dans le choix de leur(s) partenaire(s). Nous n'ignorons pas non plus que les mâles disposent de plus de spermatozoïdes que les femelles ne possèdent d'ovules ; de ce fait, les ovules constituent une ressource rare. Il en résulte que les femelles bénéficient de moins de « tickets » reproducteurs que les mâles, et qu'en conséquence elles ne peuvent se permettre de les gaspiller autant qu'il est loisible à ces derniers de le faire. Il leur faut impérativement être attentives à l'utilisation de leurs ovules afin d'en optimiser l'usage.

Ces conceptions vont inspirer pendant plus de trente ans un très grand nombre de travaux consacrés aux choix de partenaires, au terme desquels la théorie de la sélection sexuelle se trouvera confortée (Anderson, 1994)³³. Les femelles d'une même espèce ont bien des modèles similaires de choix de partenaires, et, dans leur choix, elles sont attentives à des signaux émis par les mâles qui, non

³¹ Krebs J. R., Davies N. B., *An Introduction to Behavioural Ecology*, Oxford, Blackwell, 1981.

³² Trivers Robert, "Parental investment and sexual selection" in *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*, Ed Bernard Clark Campbell, Chicago: Aldine publishing Co, 1972.

³³ Anderson Malte, *Sexual selection*, Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1994.

seulement révèlent leurs compétences, mais encore sont difficiles à contrefaire par des mâles de « moindre qualité ». Ces signaux, les auteurs les qualifient d'« honnêtes ». Cette « honnêteté » constitue cependant un réel handicap dans certaines circonstances. Ainsi, des études ont mis en évidence, chez de nombreuses espèces d'oiseaux, l'importance d'avoir de longues plumes, une symétrie bilatérale, des couleurs intenses. Or ces traits, qui peuvent être révélateurs de la résistance des individus aux parasites, de leur fertilité et de leur bonne santé (Hamilton-Zuk, 1982)³⁴, attirent du même coup l'attention des prédateurs bien plus que des couleurs cryptiques ou des plumes courtes. En fin de compte, l'important est que les avantages l'emportent sur les coûts. Mais il faut qu'un mâle ait bien des qualités pour se permettre de prendre de tels risques, comme le remarque Zahavi (1977)³⁵, qui, selon ce principe, développe une théorie du handicap qui a reçu de nombreuses confirmations expérimentales.

Une autre conception complète ce tableau des théories sur les choix de partenaires. Il s'agit du « biais sensoriel » de Ryan (1990)³⁶, selon lequel les femelles posséderaient des prédispositions « latentes » leur permettant d'être sensibles à des formes nouvelles et particulières de signaux susceptibles d'être émis par les mâles, par exemple des chants plus variés ou d'une plus longue durée, des plumes plus grandes, des couleurs plus vives, ou une huppe chez une espèce qui jusqu'alors n'en possédait pas. Des mâles émettant un beau jour de tels signaux bénéficieraient d'emblée de grandes chances d'être choisis en « exploitant » ces prédispositions « latentes » des femelles.

Pour les chercheurs, la Behavioral Ecology est également une source riche de modèles à tester, notamment dans les domaines de l'utilisation de l'espace ou de la recherche de nourriture. Ces approches permettent à l'éthologie de cibler la valeur « ultime » des performances comportementales. Lesquelles vont, dans une situation donnée, permettre à des individus d'augmenter leurs chances de survie et leurs succès reproducteurs. Remarquons que, de ce point de vue « ultime », il n'est nul besoin de savoir si les individus possèdent la capacité mentale d'imaginer et de calculer ce qui est bon ou non, s'ils sont dotés d'intentions et de conscience. De même que la pierre qui tombe ne connaît pas les lois de la gravité, il est inutile qu'un animal sache ce qui le détermine pour mettre en pratique des stratégies « optimales ». La phylogenèse pourvoit à la mise en place et au façonnement de ces organisations et de ces fonctionnements. C'est donc à un niveau « proximal », celui des mécanismes nerveux, hormonaux et des apprentissages, qu'il s'agit d'expliquer les mécanismes sous-tendant les stratégies qui permettent d'atteindre les buts ultimes. Voilà donc, séparées et cependant complémentaires, les deux grandes méthodes contemporaines d'appréhension de la vie de relation des animaux : les approches ultime et proximale.

Mais, chemin faisant, un aspect de la vie animale, cependant cher à Darwin, a été laissé de côté : le mental. Il va ressurgir avec les études sur la cognition.

³⁴ Hamilton William D., Zuk Marlene, "Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?", *Science*, 218 (4570), 1982, p.384-387.

³⁵ Zahavi Amotz, "The cost of honesty. Further remarks on the handicap principle", *Journal of Theoretical Biology*, n°67, 1977, p.603-605.

³⁶ Ryan Michael J., "Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation", *Oxford survey in Evolutionary biology*, n°7, 1990, p.157-195.

De l'animal social et cognitif à l'être hédonique

Famille, tradition et sociabilité chez les primates

À partir des années cinquante, les travaux des anthropologues anglo-saxons et japonais, qui élargissent traditionnellement le champ de leurs investigations aux primates non humains, ont mis en question nos convictions selon lesquelles certains traits seraient l'apanage de notre espèce, par exemple l'interdit de l'inceste, l'utilisation d'outils et la culture. Successivement, Imanishi (1961)³⁷ chez le macaque japonais, Sade (1968)³⁸ chez le macaque rhésus et van Lawick-Goodall (1967)³⁹ chez les chimpanzés, vont signaler la rareté des copulations entre des mères et leurs fils ou bien entre des sœurs et leurs frères, et ce même dans le contexte d'une étroite proximité au sein du groupe. Ces auteurs déduisent de leurs études que, contrairement à ce qui était admis jusqu'alors et à ce que laissaient supposer les observations portant sur des animaux domestiques, l'évitement de l'inceste, censé relever d'une règle fondatrice de la famille chez l'humain, n'est pas un trait caractéristique de notre espèce. Il va dès lors s'imposer d'en reconsidérer l'origine.

Mais ces chercheurs constatent en outre, non seulement que certains usages sont particuliers à certains des groupes de primates et non à d'autres, mais encore que ces activités se transmettent par imitation d'une génération à l'autre, selon des processus que l'on croyait réservés aux sociétés humaines. Kawamura (1959)⁴⁰ observe ainsi que l'usage de laver des patates douces avant de s'en nourrir chez un groupe de macaques japonais de l'île de Koshima se propage et se transmet selon des règles qui tiennent compte à la fois des relations familiales et des affinités sociales. Chez les chimpanzés, Goodall (1986)⁴¹ montre quant à elle, que la présence de comportements différents entre groupes ne repose pas sur des bases génétiques mais sur une « tradition sociale ». Cela concerne aussi bien la technique utilisée pour ouvrir une noix que la récolte de fourmis avec des bâtons, ou le fait de se servir de feuilles mâchées en guise d'éponge pour recueillir de l'eau. Certains groupes de chimpanzés pratiquent la chasse, individuellement ou collectivement. Teleki (1973)⁴² nous a bien documentés sur ce point, décrivant comment un chimpanzé adulte s'empare d'un jeune primate de l'espèce colobe, le tue, puis dépèce sa proie avant d'en distribuer des morceaux à des membres de son groupe sans voir sa ration alimentaire contestée par les dominants, ce qui se produirait en toute autre circonstance.

Depuis lors, de nouveaux faits sont venus enrichir ces observations, comme la manière de collecter du miel ou d'extraire la moelle des os des proies. En 1983, Boesch et Boesch⁴³ ont mis en évidence la

³⁷ Imanishi Kinji, "The origin of the human family - a primatological approach", *Japanese journal of Ethnology*, 25, 1961, p.119-130.

³⁸ Sade Donald S., "Inhibition of son-mother mating among free-ranging rhesus monkeys", *Science and psychoanalysis*, n°12, 1968, p.18-38.

³⁹ van Lawick Goodall J., "Mother-offspring relationship in free-ranging chimpanzees", p.287-347, in D. Morris (ed.), *Primate Ethology*, London: Weidenfeld and Nicolson, 1967.

⁴⁰ Kawamura S., "The process of sub culture propagation among Japanese macaques", *Primates*, 2, 1959, p.43-60.

⁴¹ Goodall J., *The chimpanzees of gombe*, Cambridge, MZ, Belknap Press, 1986.

⁴² Teleki Geza, "The omnivorous chimpanzee. Observation of chimpanzee in the Ivory Coast", *Scientific American*, n°228, 1973, p.32-42.

⁴³ Boesch C., Boesch H., "Optimization of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees", *Behaviour*, n°83, 1983, p.265-286.

diversité des techniques que manifestent différents groupes de chimpanzés en utilisant enclumes et percuteurs en pierre pour casser des noix. Pour désigner ces faits, on parle, avec ou sans hésitation, de « culture », de « protoculture » ou de « tradition » (Thierry, 1994)⁴⁴. Depuis, les auteurs n'ont pas cessé de rapporter des observations présentant les primates, notamment les anthropoïdes, comme dotés d'une intelligence, de compétences et d'une sociabilité proches de celles des humains. Ainsi, les études de Franz de Wall (1982, 1991)⁴⁵, qui ont fourni des preuves de réconciliation après des conflits, conduisent à parler d'empathie et de sens moral chez certains primates. De son côté, Roughgarden (2009)⁴⁶ nous a invités à reconsidérer les théories évolutives en attribuant à la coopération et à l'entraide le rang de principes premiers. Ces conceptions nouvelles nous ont éloignés de celles qui proposaient de ne voir dans la capacité à nouer des alliances qu'un moyen d'engager des conflits. Toutes ces observations n'ont pu que stimuler des recherches sur les capacités mentales et cognitives des primates en particulier, et des animaux en général.

La cognition animale

À la fin du XXe siècle, les sciences et techniques sont préoccupées par un problème dominant : qu'est-ce que la pensée, et peut-on construire des machines qui pensent ? De multiples disciplines vont coordonner leurs activités et constituer les « sciences cognitives ».

La question de savoir si l'on peut penser sans un langage semblable au nôtre se pose alors avec d'autant plus d'acuité que beaucoup d'auteurs s'accordent depuis longtemps pour dire que le langage est unique à l'humain. Dans ce contexte, comment concevoir la subjectivité des animaux ?

Grâce à l'utilisation de méthodes inspirées du behaviorisme, Herrnstein (1984)⁴⁷ montre que des pigeons, après avoir été confrontés à une multitude d'exemplaires d'un même objet, un arbre, un poisson ou un humain, s'en construisent des représentations abstraites et catégorielles qu'il nomme des « concepts ». À l'évidence, ces travaux montrent que les animaux ne perçoivent pas leur environnement comme uniquement composé de stimuli simples et indépendants les uns des autres. La cognition animale gagne encore plus en intelligibilité quand on lui applique les découvertes de Rosch et Mervis (1975)⁴⁸ sur les propriétés des catégories mentales humaines, comme l'existence de prototypes, c'est-à-dire d'objets plus représentatifs d'une catégorie que d'autres. Pour un oiseau, certains chants sont plus représentatifs de son espèce que d'autres, par exemple ceux qu'il est capable d'émettre, ou bien ceux qu'émettent ses voisins.

⁴⁴ Thierry B., "Social transmission; tradition, and culture in primates: from the epiphenomenon to the phenomenon", *Techniques et cultures*, n°23/24, 1994, p.91-119.

⁴⁵ De Wall FBM, *Chimpanzee politics*, London, Jonathan, Cape, 1982. De Wall FBM, "The chimpanzee's sense of social regularity and its relation to the human sense of justice", *American Behavioral Scientist*, n°34, 1991, p.335-349.

⁴⁶ Roughgarden Joan, *The Genial Gene, Deconstructing Darwinian Selfishness*, Berkeley (CA), University of California Press, 2009.

⁴⁷ Herrnstein, R. J., "Objects, categories and discriminative stimuli", in, H.L. Roitblat, T.G. Bever, and Terrace (eds), *Animal Cognition*, Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1984, p.233-261.

⁴⁸ Rosch Eleanor, Mervis Carolyn B, "Family resemblances: Studies in the internal structure of categories", *Cognitive Psychology*, n°7, 1975, p.573-605.

On peut franchir un pas de plus et considérer les animaux comme des agents capables de construire des représentations du monde au travers des interactions qu'ils entretiennent avec lui. L'objectif et le subjectif se confondent, la cognition est conçue comme « incarnée ». Par là, il faut comprendre que les représentations que se construit un organisme sont le résultat des expériences corporelles qu'il entretient avec son milieu, et notamment quand il agit en ciblant des « buts » à atteindre. On voit sous ces conceptions revivre aussi la notion d'« Umwelt » de Jakob von Uexküll (1934, 1965)⁴⁹, celle d'un monde sensible qui serait propre à chaque espèce.

Il est fort probable que les catégories mentales, les représentations et les souvenirs des animaux sont « investis » d'affects. Marc Bekoff (2007)⁵⁰, réactualisant l'intérêt de Darwin pour les émotions, insiste sur leur importance dans la vie sociale ; il rappelle qu'en dépit des grandes différences de forme et de taille entre les espèces de mammifères, toutes manifestent des comportements de joie et d'empathie. Nous savons en outre que leur cerveau présente, comme celui d'autres vertébrés, de grandes similitudes sur un point anatomique important : l'existence de circuits dits de récompense.

L'animal hédonique

Dès 1956, Olds⁵¹ avait montré que des rats auxquels on implante des électrodes dans l'aire latérale de l'hypothalamus sont capables de s'autostimuler jusqu'à l'épuisement. Peu de temps après, des travaux ont établi que la stimulation de ces mêmes zones détermine chez l'humain une réceptivité intense à des sensations de plaisir et de bien-être. Depuis, on a mis en évidence à de nombreuses reprises, chez l'animal comme chez l'humain (Dickinson, Balleine, 2009)⁵², qu'un ensemble de circuits nerveux et des neuromédiateurs similaires sont impliqués dans le contrôle des affects.

Que les animaux, tout comme les humains, aient une propension à reproduire des situations leur procurant du plaisir et à éviter les autres, voilà qui constitue une belle revanche pour le behaviorisme. Cette théorie n'aurait finalement pas dit autre chose il y a un demi-siècle si elle avait consenti à prendre en compte les états mentaux : l'animal lui aussi est un être hédonique ! Voilà qui pousse les auteurs vers de nouvelles études comparatives de l'homme et de l'animal, vers une « affective neuroscience of pleasure », pour reprendre l'expression de Panksepp (1998)⁵³.

La vie sociale constitue une source de plaisirs et de déplaisirs pour les animaux. Chez un passereau, le diamant mandarin, les mâles utilisent des chants « dirigés » pour courtiser les femelles, et des chants un peu différents, dits « non dirigés », quand ils chantent seuls. Hessler⁵⁴ et son équipe ont montré qu'un noyau nerveux impliqué dans les activités de récompense et de bien-être est bien plus actif

⁴⁹ Von Uexküll Jakob, *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen*, publié à Hambourg en 1934. *Mondes animaux et monde humain*, suivi de *La théorie de la signification*, éd. Denoël, 1965.

⁵⁰ Bekoff Marc, *The emotional lives of animals*, New World Library, Novato, California, 2007.

⁵¹ Olds James, "Pleasure centers in the brain", *Scientific American*, October 1956, n°195, p.105-116.

⁵² Dickinson Anthony, Balleine Bernard, "Hedonics: the cognitive-motivational interface", in *Pleasures of the brain*, p.74-84, Kringelbach M.L. and K.C. Berridge (eds), Oxford United States: Oxford University Press, 2009.

⁵³ Panksepp Jaak, *Affective neuroscience, the foundations of human and animal emotions*, New York, Oxford University Press, 1998.

⁵⁴ Huang Ya-Chun, Hessler Neal A., "Social Modulation during songbird courtship potentiates midbrain dopaminergic neurons", 2008, *Plos ONE* 3 (10): e3281. Doi: 10.1371/journal.pone.0003281.

durant l'émission des chants dirigés en présence de congénères que lorsque l'animal est seul. Comme le souligne Balcombe (2006)⁵⁵, la sensation de bien-être est un puissant facteur de motivation, qui conduit les animaux à se maintenir en vie et à se reproduire. Les mécanismes de choix de partenaires chez l'animal et l'humain présentent de nombreuses similitudes (Kreutzer et Augustin, 2012)⁵⁶. La survie et le plaisir sont donc compatibles. Ainsi, la théorie évolutive constitue, aujourd'hui comme hier, le cadre ultime dans lequel les auteurs trouvent un sens aux faits (Dobzhansky, 1973)⁵⁷

Perspectives

En ce début de XXI^e siècle, différents modèles animaux permettent à l'éthologie, bien sûr, mais aussi à l'écologie et aux neurosciences, d'élucider les mécanismes et fonctions relatifs à la vie de relation. Mais ces disciplines ne sont pas les seules à s'intéresser à ce que nous pourrions appeler l'« animalité ». Les sciences humaines et sociales, la psychologie, la sociologie, l'ethnologie, l'anthropologie et la philosophie conjuguent leurs efforts pour mieux comprendre l'animal, et au-delà l'humain. Qu'il s'agisse des origines de la morale et de l'esthétique, et même de la question du genre, les auteurs sont nombreux à questionner la prétendue spécificité de l'homme.

À côté de questions récurrentes sur les continuités et discontinuités entre l'homme et l'animal, il en surgit d'autres, plus conjoncturelles. Comment, par exemple, assurer la gestion de la faune et sauver la biodiversité ? L'urbanisation et l'exploitation de la planète soulèvent le problème de la survie des animaux et de notre cohabitation avec eux. Nos nouvelles connaissances sur ce qu'ils éprouvent nous imposent de nouveaux devoirs envers eux. Quels droits leur accorder ? Comment les élever, les nourrir, les soigner, les enclorre, les dresser, les tuer ?

Demain comme hier, en milieu académique ou auprès du grand public, l'éthologie sera associée à l'idée de défense de la condition animale. Grâce aux films animaliers et à maints documentaires, nous n'ignorons quasiment plus rien de la vie sauvage ou domestique des êtres vivants et des menaces qui pèsent sur leur survie. L'empathie que suscite le sort des animaux est sans doute proportionnelle à nos craintes confuses à l'égard de notre propre devenir sur cette planète. L'animal ne pourra bientôt plus vivre « sauvage en totale liberté dans la nature », comme le prophétisait il y a cinquante ans le naturaliste Jean Dorst, dans *Avant que nature meure*⁵⁸. C'est pour ces raisons et afin de conjurer un destin funeste que se multiplient les études, non seulement en éthologie fondamentale et théorique, mais aussi en éthologie appliquée. Quant aux métamorphoses et évolutions que connaîtra cette discipline, elles sont aussi imprévisibles que tout ce qui touche aux choses humaines.

⁵⁵ Balcombe Jonathan, *Pleasurable kingdom, animals and the nature of feeling good*, New York, Macmillan, 2006.

⁵⁶ Kreutzer Michel, Georges Augustins, « Les appariements chez l'animal et l'humain. Satisfactions individuelles et comportements sociaux », *Ethnologie Française*, XLII, n°3, 2012, p.577-589.

⁵⁷ Dobzhansky Theodosius, "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution", *The American Biology Teacher*, 35, March 1973, p.125-129.

⁵⁸ Dorst Jean, *Avant que nature meure*, Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Paris, 1965.

Encadré : Une pensée sans langage ?

Le langage est généralement considéré comme la principale propriété émergente de l'homme. Cependant, à partir des années soixante, de nombreux psychologues et éthologues ont procédé à des expérimentations sur des chimpanzés ou des bonobos, visant à mettre en évidence que ces animaux possèdent en ce domaine des compétences inexploitées en milieu naturel. Les Gardner (1969) entraînent leur guenon, Washoe, à utiliser un langage gestuel (ASL) conçu pour les humains sourds et muets. Les Premack (1983) apprennent à leur guenon, Sarah, à reporter des symboles sur un tableau pour construire des phrases. Savage Rumbaugh (1986) communique avec son singe, Kanzi, à l'aide d'un clavier pourvu de lexigrammes. De son côté, Terrace (1979), après avoir répliqué les travaux des Gardner avec son chimpanzé, Nim Chimpsky, a mis en évidence que, même sans langage, les primates peuvent acquérir de nombreuses compétences mentales, notamment dans le domaine de la numération. Et Premack et Woodruff (1978), s'interrogeant eux aussi sur les limites cognitives des primates, ont fait ressortir la difficulté qu'éprouvent ces animaux à acquérir une « théorie de l'esprit », c'est-à-dire à attribuer des intentions et des états mentaux à leurs congénères (croyances, désirs, émotions...). Quant à Irène Pepperberg (2000), grâce à son perroquet, Alex, elle montre que des capacités cognitives étendues, de numération et de dénomination, ne sont pas l'apanage des seuls primates supérieurs.

On peut certes remarquer que, parmi les propriétés du langage humain, il en est une au moins que ces animaux ne peuvent maîtriser : la récursivité, chère à Chomsky (1965), qui permet la narration. Mais ce point est considéré comme mineur par la communauté des éthologistes. Ces derniers préfèrent mettre l'accent sur le fait que les primates sont à même de se reconnaître dans un miroir (Gallup, 1970) et qu'ils ont une conscience (Griffin, 1976), ainsi que sur leur aptitude à émettre, tels les vervets, des signaux référentiels (Cheney et Seyfarth, 1990). Ils possèdent en outre, comme les oiseaux (Clayton, Dickinson, 1998), une mémoire épisodique portant sur des événements passés, leur nature et leur localisation, et savent les enregistrer sous une forme que l'on résume généralement par « qui, quoi, quand, où, comment ? ». De telles compétences suffisent aux auteurs pour parler de pensée animale.

Références

Cheney DL, Seyfarth RM, How monkeys see the world, Chicago university press, 1990.

Chomsky Noam, Aspects of the Theory of Syntax, MIT Press, 1965.

Clayton NS., Dickinson A., "Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays", Nature, 395 (6699), 1998, p.272-274.

Gallup G.G. Jr., "Chimpanzees: Self recognition", Science, 167 (3914), 1970, p.86-87.

Gardner R.A., Gardner B.T., "Teaching Sign Language to a Chimpanzee", Science, 165, 1969, p.664-672

Griffin D. R., The question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience, New York, Rockefeller University Press, 1976.

Pepperberg Irene M., The Alex Studies. Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots, Harvard University Press, Cambridge Mass., 2000.

Premack David, Premack Ann James, The Mind of an Ape, New York, Norton, 1983.

Premack D., Woodruff G., "Does the chimpanzee have a theory of mind?", Behav. Brain Sc., n°4, 1978, p.515-526.

Savage-Rumbaugh E.S., Ape Language: From Conditioned Response to Symbol, New York: Columbia University Press, 1986.

Terrace H. S., Nim, New York: Knopf, 1979.

Encadré : Implantation et diffusion de l'éthologie

Les sites historiques

L'éthologie n'existerait pas sans un certain nombre de stations de terrain où des chercheurs de toutes nationalités ont séjourné, se sont réunis en congrès, ont échangé des connaissances, ont diffusé leurs méthodes à l'ensemble de la communauté et construit des réseaux d'échanges intellectuels grâce aux liens qu'ils ont pu établir entre eux. Comment traiter de l'histoire de l'éthologie sans évoquer les épicentres de la discipline ?

Seewiesen, en Bavière, près du lac de Starnberg, qui abrite un ensemble de laboratoires du Max Planck Institut issu du Laboratoire de physiologie comportementale créé en 1954 par Konrad Lorenz et Erich von Holst.

Le village de Madingley, à quatre miles à l'ouest de l'université de Cambridge, où W. H. Thorpe a créé le Sub-Department of Animal Behaviour, station de terrain du Zoology Department, qui s'est depuis lors agrandi des Departments of Experimental Psychology and Pharmacology.

La station de terrain de Millbrook, située à une heure et demie de New York, fondée en 1972, après le lancement en 1965 par la Rockefeller University d'un vaste programme de recherche en neurobiologie, psychologie et éthologie, qui a été dès l'origine l'un des grands centres mondiaux de recherches sur l'orientation et les migrations grâce aux travaux du groupe de Donald Griffin, et où les travaux du groupe fondé par Peter Marler et aujourd'hui animé par Fernando Nottebohm sur l'apprentissage du chant des oiseaux font toujours référence.

En France, à la station biologique de Paimpont, en Bretagne, Annie Gautier-Hion, éthologue et écologue au CNRS, a permis de mener des études sur les primates grâce au développement de coopérations avec des stations de terrain en Afrique (Makokou, Belinga...). Citons également le

laboratoire de physiologie acoustique de Jouy-en-Josas, où le remarquable travail accompli par René-Guy Busnel a permis à la France d'occuper une place enviable dans le domaine des recherches en communication, et la station biologique des Eyzies-de-Tayac, fondé par Pierre-Paul Grassé, qui s'est distinguée dans l'étude des insectes sociaux.

Mais, il faut bien l'admettre, notre pays n'a jamais su construire ni surtout préserver une station d'éthologie de terrain d'une notoriété internationale équivalant à celle des trois stations mentionnées plus haut. Si l'étude des insectes sociaux est une tradition nationale, l'éthologie en tant que telle, et sous cette appellation, n'est pas une discipline française, et de nombreux chercheurs ont dû faire face à bien des réticences en présentant leurs travaux et projets sous cet intitulé. Nous prendrons pour seul exemple celui de l'échec de la tentative, à la fin des années soixante, de fonder une société savante qui porterait le nom d'éthologie et regrouperait tous les chercheurs travaillant dans le domaine du comportement animal. La société prit le nom, qui est encore le sien aujourd'hui, de Société française pour l'étude du comportement animal (Sfeca), sous le prétexte que le terme « éthologie » était trop entaché de l'objectivisme de Lorenz et Tinbergen, théorie qui n'emportait pas la conviction d'une majorité de chercheurs hexagonaux. Cela n'a heureusement pas empêché la Sfeca, grâce à ses présidents successifs et à ses animateurs, de stimuler par la suite la recherche française en éthologie.

Les revues de référence

Il existe un certain nombre de revues incontournables où il était bon de publier ses travaux pour se faire accréditer en tant qu'éthologiste patenté. Il en est ainsi du Zeitschrift für Tierpsychologie, qui eut Lorenz pour directeur dès 1937, et qui prit le nom d'Ethologie en 1986. Une autre grande revue, néerlandaise cette fois, Behaviour, fut fondée conjointement par Tinbergen et Thorpe en 1948. Comme dans la précédente, on pouvait y publier des articles en français ou en allemand jusqu'au début des années quatre-vingt. Mais l'anglais étant devenu langue scientifique internationale, le français a disparu de toutes les grandes publications internationales traitant du comportement animal. Nous ne saurions être complets sans citer le prestigieux Animal Behaviour, qui naquit en 1953 en s'adossant à deux sociétés savantes britanniques adonnées à l'étude du comportement animal. Depuis cette époque, un grand nombre de revues nouvelles sont apparues, chacune étant plus ou moins spécialisée dans un domaine d'étude particulier : la vie sociale, la cognition, les relations entre le comportement et l'écologie. Citons entre autres le Journal of Behavioral Ecology ; Behavioral Ecology and Sociobiology ; Ecology Ethology Evolution ; Behavioural processes ; Sociobiology ; Behavioral Sociology ; Animal Cognition . Mentionnons également le Journal of Comparative Psychology, publication de l'American Psychological Association, dans lequel des éthologistes publièrent régulièrement les résultats de leurs recherches.

Outre ces publications, où se côtoient dans un même numéro des travaux portant aussi bien sur les insectes, les oiseaux que sur les mammifères, y compris des primates, voire l'humain, des revues plus zoologiques se consacrent à l'ornithologie, à l'entomologie, à la primatologie ou aux insectes sociaux ; des études d'éthologie y côtoient des recherches en physiologie, écologie, anatomie... Cet aperçu donne une idée de la diversité des thèmes et des disciplines qui, soit sont nés de l'éthologie, soit lui ont été apparentés.

Bibliographie

Balcombe Jonathan, Pleasurable kingdom, animals and the nature of feeling good, New York, Macmillan, 2006.

Bekoff Marc, Les émotions des animaux, Payot et Rivages pour l'édition de poche, Paris, 2013.

Bovet Dalila, « Peut-on étudier la morale chez les animaux ? », Études rurales, n° 189, janvier-juin 2012, p. 57-74.

Chapouthier Georges, Kant et le chimpanzé - Essai sur l'être humain, la morale et l'art, Éditions Belin, Paris, 2009.

Darwin Charles, l'Origine des espèces, texte intégral de la première édition de 1859. Éditions du Seuil, 2013.

Eibl-Eibesfeldt Irenäus, L'homme programmé, Flammarion, 1976.

Griffin Donald, La pensée animale, Denoël, 1988

Hinde Robert, Biological bases of human social behaviour, McGraw – Hill Book Company, 1974.

Kreutzer Michel, Aebischer Verena, "The riddle of attractiveness: looking for an 'Aesthetic sense' within the hedonic mind of the beholders", in Current Perspectives on Sexual Selection. What's left after Darwin, Éditions Thierry Hoquet, 2015, Springer Verlag.

Lorenz Konrad, Essais sur le comportement animal et humain, Éditions du Seuil, Paris, 1970.

Roughgarden Joan, Le gène généreux, pour un darwinisme coopératif, Éditions du Seuil, Paris, 2012.

Vauclair Jacques, Kreutzer Michel, L'Éthologie cognitive, ouvrage collectif, Éditions Ophrys, MSH, Paris, 2004.