

Le comportement animal

Cours, méthodes et questions de révision

Luc-Alain Giraldeau

Directeur général de l'Institut national de la recherche scientifique à Québec

Frédérique Dubois

Professeur à l'université de Montréal

3^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : © bunkoed/shutterstock.com

Illustrations intérieures : Lionel Auvergne

© Dunod, 2009, 2015, 2024

11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-086865-0

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	IX
Chapitre 1 • Les grandes questions de l'éthologie	1
1.1 L'histoire de l'étude scientifique du comportement	1
a) La psychologie comparée et le behaviorisme américain	2
b) L'éthologie européenne : Tinbergen, Lorenz, von Frisch et un prix Nobel	4
c) La sociobiologie et l'écologie comportementale	6
1.2 Les quatre questions de l'éthologie	8
a) La cause proximale	8
b) La cause ontogénétique	9
c) La cause phylogénétique	9
d) La cause fonctionnelle liée à la valeur de survie	10
e) De quatre à deux questions	11
1.3 À quoi sert de distinguer les causes ?	11
Pour en savoir plus	15
Questions de révision	15
Réponses	15
Chapitre 2 • Les causes proximales	17
2.1 Les stimuli externes	18
a) L'agencement des modalités et des sensibilités : le umwelt	19
b) Deuxième niveau de filtration : les détecteurs de patterns	20
c) Déclencheurs, stimuli généraux	22
2.2 Les causes proximales internes	27
a) Les horloges biologiques	27
b) Les hormones	28
2.3 La motivation : intégration des stimuli	30
Pour en savoir plus	31
Questions de révision	32
Réponses	32
Chapitre 3 • L'ontogenèse	33
3.1 Les difficultés du débat inné-acquis	33
a) Les multiples définitions de l'inné ?	34
b) Le rôle des gènes dans la fabrication d'un être vivant	34

Table des matières

c) Un génome n'est pas un plan	36
d) L'influence du milieu sur les gènes	36
3.2 Ontogénèse des comportements sexuels	38
a) Hormones : effets organisateurs et déclencheurs	38
b) Les multiples conséquences de l'exposition à la testostérone pendant l'embryogenèse 40	
3.3 Ontogénèse des comportements sociaux	42
a) L'empreinte filiale	43
b) L'empreinte sexuelle	47
3.4 Ontogénèse du chant d'oiseau	49
Pour en savoir plus	52
Questions de révision	52
Réponses	53
Chapitre 4 • L'apprentissage	55
4.1 Qu'est-ce que l'apprentissage ?	56
4.2 L'apprentissage associatif et non associatif	58
a) Apprentissage non associatif	58
b) Apprentissage associatif	61
c) Règles générales du conditionnement : contiguïté et ordre	64
4.3 La table n'est pas aussi rase que le croit le behaviorisme	66
a) Une exception de taille : l'apprentissage des aversions alimentaires	66
b) Les limites au conditionnement opérant	68
4.4 La cognition animale	68
a) L'apprentissage spatial	69
b) L'apprentissage de l'image de recherche	71
c) L'apprentissage social	72
Pour en savoir plus	80
Questions de révision	80
Réponses	81
Chapitre 5 • Évolution et sélection naturelle	83
5.1 Sélection naturelle : conséquence des réplicateurs	84
5.2 L'adaptation : conséquence de la sélection naturelle	88
5.3 Sélection de groupe	90
5.4 Sélection de parentèle	93
5.5 Sélection sexuelle	95
Pour en savoir plus	98
Questions de révision	99
Réponses	99

Chapitre 6 • L'exploitation des ressources	101
6.1 Les ressources	102
6.2 L'optimalité	102
6.3 Choix optimal des ressources	104
a) Le modèle	104
b) Tests du modèle	106
c) Les autres usages du modèle	108
6.4 L'exploitation optimale d'une parcelle	109
a) Le théorème de la valeur marginale	110
b) Tests du modèle	112
6.5 Exploitation et compétition intraspécifique	115
a) La distribution idéale libre	116
Pour en savoir plus	120
Questions de révision	120
Réponses	121
Chapitre 7 • Agression et défense des ressources	123
7.1 Combats dangereux et combats rituels	124
7.2 Une approche par les jeux	125
a) Le jeu faucon-colombe	126
b) Opposants de forces inégales	129
c) Organisation sociale au sein des groupes	130
7.3 Ce qui rend les ressources défendables	132
a) Approche économique à la défense territoriale	132
b) Qu'est-ce qu'une ressource défendable ? (dimensions spatiales et temporelles)	137
c) Stratégies qui contournent l'agression	137
Pour en savoir plus	142
Questions de révision	143
Réponses	143
Chapitre 8 • Comportements reproducteurs	145
8.1 La différence entre un mâle et une femelle	146
a) Conséquences de l'anisogamie	146
b) Le principe de Bateman et la généralisation de Trivers	146
c) Trivers et la sélection sexuelle	147
8.2 La sex-ratio	149
8.3 Comportements issus de la sélection intra-sexuelle	150
a) Les compétitions qui précèdent l'accouplement	151
b) Les compétitions qui suivent l'accouplement	152
8.4 Comportements découlant de la sélection intersexuelle	153
a) Obtention de bénéfices directs	154
b) Obtention de bénéfices indirects	154

Table des matières

c) Transmission culturelle des préférences	158
d) Impact de la sélection sexuelle sur la viabilité des populations	159
8.5 Régimes d'appariement	160
a) La monogamie	160
b) La polygynie	160
c) La polyandrie	163
d) La polygynandrie	163
e) Stratégies alternatives	163
8.6 Soins parentaux	163
a) Qui prend soin des petits ?	164
b) Ajustement de la quantité de soins en fonction de la qualité du père	164
c) Conflits entre les parents et leurs descendants	164
Pour en savoir plus	167
Questions de révision	167
Réponses	168
Chapitre 9 • Communication et information sociale	169
9.1 Les types de communication	169
a) Qu'est-ce que la communication ?	169
b) Communication vraie	171
c) Manipulation	173
9.2 Indiscrétion	178
a) Indiscrétion intra-spécifique	178
b) Indiscrétion interspécifique	179
9.3 Information sociale	181
a) Les indices sociaux	181
b) Information sociale et information publique	181
9.4 Origine des signaux	182
a) La ritualisation	182
b) L'exploitation sensorielle	186
9.5 Modes et fonctions de la communication	186
a) Signaux olfactifs	186
b) Signaux sonores	187
c) Signaux visuels	188
c) Signaux tactiles et électriques	189
Pour en savoir plus	189
Questions de révision	191
Réponses	191
Chapitre 10 • Personnalité animale	193
10.1 Qu'est-ce que la personnalité animale ?	194
10.2 Comment mesurer la personnalité animale ?	199

10.3 Causes fonctionnelles de la personnalité animale et des syndromes comportementaux	200
a) Sélection fréquence-dépendante négative	201
b) Coûts associés à la plasticité comportementale	201
c) Bénéfices de la spécialisation comportementale	202
d) Existence d'un compromis entre la reproduction et la survie	203
e) Hétérogénéité spatiotemporelle	204
10.4 Conséquences écologiques et évolutives de la personnalité animale	204
a) Dynamiques évolutives	205
b) Dynamiques de colonisation	206
c) Dynamiques de transmission	207
Pour en savoir plus	209
Questions de révision	210
Réponses	210
Chapitre 11 • Coopération	213
11.1 Une approche évolutive à la coopération	214
a) La coopération inconditionnelle	214
b) La coopération conditionnelle	215
11.2 Le mutualisme inconditionnel	216
a) Les avantages réduisant la prédation	217
b) Les avantages améliorant l'exploitation des ressources	218
11.3 Le népotisme altruiste	219
a) Népotisme chez les vertébrés	221
b) Népotisme chez les invertébrés : les castes stériles chez les insectes sociaux	223
c) Les mécanismes de reconnaissance des apparentés	224
11.4 Le mutualisme conditionnel	226
a) L'émergence de la stratégie donnant-donnant	227
11.5 L'altruisme réciproque	230
11.6 La coercition	232
Pour en savoir plus	233
Questions de révision	234
Réponses	234
Glossaire	236
Références bibliographiques	252
Index	257

AVANT-PROPOS

Pourquoi fallait-il écrire ce livre sur le comportement animal ? Cette question n'est pas banale et nous nous la sommes posée très sérieusement avant de nous embarquer dans l'écriture de cet ouvrage. Il ne manque pas de livres sur le sujet en anglais, allant de l'introduction très générale jusqu'au livre spécialisé. Mais, bien que l'anglais soit de première nécessité à quiconque veut s'engager dans une carrière scientifique, ce n'est évidemment pas l'objectif de l'ensemble des étudiants. Un livre de cours en français nous semblait de ce fait particulièrement utile et nécessaire.

Les ouvrages existants ne conviennent pas à l'enseignement d'un premier cours de comportement, s'adressant plutôt à des étudiants avancés au niveau master ou même en doctorat. Il manquait donc un livre en français offrant un survol de l'ensemble des notions fondamentales du comportement animal et rédigé pour les étudiants qui abordent ces questions pour la première fois.

Nous avons élaboré ce livre à partir des cours que nous enseignons tant à l'université du Québec à Montréal qu'à l'université de Montréal. C'est grâce aux questions et aux commentaires de nos étudiants que nous avons fait évoluer nos explications et nos exemples afin de rendre la matière plus vivante. Nous les en remercions. Nous sommes aussi très reconnaissants aux nombreux collègues qui ont commenté tout ou partie de notre ouvrage et particulièrement Odile Petit, primatologue, chargée de recherche au CNRS à l'institut Pluridisciplinaire Hubert-Curien de Strasbourg et Vincent Fourcassié, chargé de recherche au CNRS à l'Université Paul Sabatier de Toulouse. Tous deux se sont donné la peine de lire l'ouvrage dans son intégralité et nous ont fourni très aimablement et sans complaisance des commentaires et des suggestions particulièrement pertinentes. Nous leur sommes redevables de cet effort qui a sans l'ombre d'un doute contribué à améliorer le contenu et la présentation de ce livre. Nous remercions aussi les professeurs Louis Lefebvre de l'université McGill et Frank Cézilly de l'université de Bourgogne ainsi que Philipp Heeb, chargé de recherche au CNRS à l'université Paul Sabatier.

Dans cette troisième édition nous avons apporté plusieurs changements pour donner écho à l'émergence de nouveaux sujets d'intérêt en comportement animal. Plus particulièrement, nous avons ajouté un chapitre sur la personnalité animale afin d'explorer les causes et conséquences écologiques associées à un manque de plasticité comportementale. Nous avons également ajouté plusieurs sections portant sur les conséquences de la structure des réseaux sociaux, en particulier sur la transmission des maladies et de l'information et la propension des individus à coopérer.

Avant-propos

Ces changements nous ont été conseillés notamment par Julie Morand-Ferron qui était une extraordinaire chercheure, dont les travaux pionniers en écologie cognitive auront profondément marqué cette discipline. C'était aussi une enseignante dévouée qui avait à cœur la réussite de ses étudiant.e.s

Luc-Alain Giraldeau et Frédérique Dubois,
Montréal, août 2023.

LES GRANDES QUESTIONS DE L'ÉTHOLOGIE

1

PLAN

- 1.1 L'histoire de l'étude scientifique du comportement
- 1.2 Les quatre questions de l'éthologie
- 1.3 À quoi sert de distinguer les causes ?

OBJECTIFS

- Découvrir l'origine et la conséquence de la coexistence de deux courants de pensée qui opposent les sciences humaines et la biologie au sujet de l'étude du comportement animal.
- Apprendre que l'éthologie contemporaine est issue d'influences diverses, tant de la psychologie behavioriste que de la zoologie et de l'écologie animale.
- Distinguer les quatre types de questions qui fondent l'éthologie contemporaine afin d'éviter les problèmes qui découlent d'une confusion entre la cause et la fonction d'un comportement.

1.1 L'HISTOIRE DE L'ÉTUDE SCIENTIFIQUE DU COMPORTEMENT

Le comportement des animaux intéresse les Hommes depuis toujours, ne serait-ce que pour pouvoir améliorer l'efficacité de la chasse, la pêche et l'élevage. Ainsi on retrouve d'anciens traités sur le comportement animal, qu'il s'agisse de textes d'Aristote, de bestiaires du Moyen Âge ou de traités des naturalistes européens des XVIII^e et XIX^e siècles. L'origine de l'éthologie, l'étude scientifique du comportement, se situe au milieu du XIX^e siècle avec l'avènement du darwinisme. La théorie darwinienne vient bouleverser la façon dont on conçoit le rapport entre les animaux et l'Homme (encart 1.1), bouleversement qui encore aujourd'hui provoque des débats quelquefois enflammés. Dans ce chapitre, nous parcourrons l'évolution de l'étude scientifique du comportement pour mieux comprendre l'éthologie qui se pratique de nos jours.

a) La psychologie comparée et le behaviorisme américain

La renommée de Charles Darwin (1809-1882) vient surtout de la publication en 1859 de *De l'Origine des espèces*, œuvre phare dans laquelle il présente des arguments fort bien étayés sur le processus de sélection naturelle et ses conséquences. Mais son influence ne s'arrête pas là car il a aussi écrit en 1872 ce qui pourrait être le premier traité de psychologie comparée, *L'Expression des émotions chez les hommes et les animaux*, dans lequel il fait état de nombreuses similitudes entre le comportement animal et humain. Cette démarche qui compare les conduites animales et humaines afin d'établir une continuité biologique entre les deux fut reprise et développée à l'extrême par son collègue d'origine canadienne, George Romanes (1848-1894), à qui on doit d'avoir fondé la **psychologie comparée** à partir de ses nombreux ouvrages sur l'intelligence animale.



ENCART 1.1 Les deux courants historiques

Bien qu'il existe plusieurs façons d'aborder le comportement, on peut reconnaître deux traditions distinctes : l'une, plutôt cartésienne, tient animaux et humains comme catégories qualitativement dissemblables alors que l'autre, darwinienne, soutient la continuité biologique entre animaux et humains, et donc l'existence de différences purement quantitatives. Nous allons explorer les tenants de ces deux traditions encore présentes aujourd'hui dans les débats sur l'étude des comportements animal et humain.

a) L'approche cartésienne

Fondée sur la dualité corps-esprit du philosophe et mathématicien français René Descartes (1596-1650), elle affirme que l'Homme partage un corps mécanique (physiologique) avec les animaux mais qu'il est le seul à posséder une âme, siège des passions et de la raison. Cette dichotomie humain-animal a pour conséquence que l'étude du comportement animal ne peut réellement apporter un éclairage pertinent aux questions portant sur la nature humaine. L'étude de la mécanique des comportements élémentaires, involontaires, de l'ordre du simple réflexe chez l'animal, peut éclairer les comportements équivalents chez l'Homme, mais pour ce qui est de comportements plus élaborés qui relèvent de l'âme, l'étude animale n'est plus pertinente. On se détournera alors de la biologie pour aller vers les sciences humaines, telles la philosophie, la psychologie, la littérature et la psychanalyse, pour ne citer qu'elles.

b) L'approche darwinienne

Elle suppose une continuité entre animaux et humains du fait que nous avons tous partagé les mêmes ancêtres lointains. Ainsi, s'il existe des différences indéniables entre l'humain et les animaux, celles-ci ne seraient que de nature quantitative. L'humain, par exemple, peut être plus intelligent qu'un chimpanzé ou un chat, mais ce ne serait là qu'une différence de degré. Cette vision réfute donc toute possibilité de distinction qualitative entre humains et animaux, et ceux qui s'en réclament s'emploient sans relâche à démontrer cette continuité. Nous verrons comment cet effort a débuté avec Charles Darwin, puis avec son collègue de Cambridge, Georges Romanes, et se poursuit encore aujourd'hui.

À l'époque de Romanes, l'histoire naturelle était loin d'être quantitative. Lorsqu'il s'agira pour lui, par exemple, de démontrer qu'animaux et humains partagent la même capacité à imiter les autres, il lui suffira de rapporter les détails anecdotiques de l'histoire d'un chat ayant été vu en train d'ouvrir la porte d'entrée de la maison de son maître. L'usage coordonné qu'il faisait de ses pattes avant pour ouvrir la porte, tout en faisant usage d'une patte arrière pour la pousser, suffisait à Romanes pour conclure que ce comportement compliqué ne pouvait avoir été acquis autrement que par l'imitation des actions de son maître. Ainsi était démontrée, selon Romanes, la capacité à déduire du félin : ce que son maître pouvait accomplir de ses mains, lui-même pouvait aussi le réaliser de ses pattes [1].

Cet **anthropomorphisme**, c'est-à-dire la projection d'intentions ou de capacités humaines sur un animal, caractérise les premiers ouvrages de la psychologie comparée. Elle se heurte alors de plein fouet aux approches plus quantitatives et objectivistes. Un chercheur né au États-Unis, Conwy Lloyd Morgan (1852-1936), qui enseigne à Bristol au Royaume-Uni, se rebelle contre cette approche anthropomorphique et qualitative. Il insiste sur l'importance de l'expérimentation et du principe de parcimonie qui se résume maintenant sous le fameux « canon de Morgan » :

Le canon de Morgan

« Un comportement ne doit pas être expliqué par un mécanisme mental complexe lorsqu'il peut tout aussi bien l'être par un mécanisme plus simple. »



La mention « tout aussi bien » est extrêmement importante. Il ne faut pas que le lecteur conclue trop vite à une obligation de toujours préférer les interprétations les plus simples. Le critère majeur reste la capacité d'une interprétation à rendre compte au mieux d'un phénomène, que cette interprétation fasse appel à des processus nerveux simplistes ou à des processus mentaux élaborés.

Ce principe fait maintenant partie de l'arsenal de l'approche scientifique du comportement. Certains chercheurs aux États-Unis, dont John B. Watson (1878-1958), affirment que les processus mentaux des animaux ne sont pas accessibles à la science. Par contre, les comportements demeurent des manifestations objectives, visibles et mesurables. Ils porteront donc toutes leurs études exclusivement sur le comportement, d'où le nom **behaviorisme** qu'on donnera à cette école, nom tiré de l'américain *behavior* signifiant « comportement ». Le behaviorisme se pratique surtout aux États-Unis dans les départements de psychologie, et soutient que l'inné occupe peu d'importance dans le comportement animal, la majorité des comportements étant issus d'associations acquises par apprentissage. Les behavioristes porteront donc leur attention sur l'apprentissage de ces associations et deux leaders du domaine fourniront des outils expérimentaux majeurs pour y arriver.

- Le physiologiste russe Ivan Pavlov (1849-1936), dont les recherches portaient sur la physiologie du système digestif, œuvre pour laquelle il reçut d'ailleurs le prix Nobel de physiologie et de médecine en 1904, développait une méthode pour