

L'ÉTHOLOGIE, DES ANECDOTES NATURALISTES À L'ANALYSE QUANTITATIVE ET EXPÉRIMENTALE DU COMPORTEMENT

ETHOLOGY, FROM NATURALIST ANECDOTES TO THE QUANTITATIVE AND EXPERIMENTAL ANALYSIS OF BEHAVIOUR

Par Bertrand L. DEPUTTE⁽¹⁾

(Communication présentée le 26 janvier 2012)

RÉSUMÉ

L'éthologie trouve son origine dans les observations des naturalistes de l'antiquité jusqu'au 19^e siècle. Elle s'ancre aussi dans les travaux des psychologues comparatistes du 19^e siècle, notamment ceux qui prônent la méthode expérimentale. L'éthologie s'oppose à une approche reposant uniquement sur un lien stimulus-réponse, établi au laboratoire par un expérimentateur. Ses fondateurs mettent l'accent sur l'aspect phylogénétiquement hérité des comportements et de leurs mécanismes de déclenchement. Tinbergen, en étudiant l'aspect fonctionnel des comportements à partir d'observations et d'expérimentations en milieu naturel, définit l'éthologie comme la « biologie du comportement », discipline scientifique, quantitative et analytique. Depuis sa fondation, l'éthologie a investi de nouveaux champs d'investigation dans un dialogue avec d'autres disciplines scientifiques. La recherche actuelle en éthologie porte sur une grande diversité d'espèces animales et amène à une variété de questions, notamment dans le domaine de la cognition.

Mots-clés : éthologie, biologie, psychologie comparée, conditionnement instrumental, Tinbergen, dichotomie vs. interaction « inné -acquis ».

SUMMARY

Ethology has its roots in the observations of naturalists from Aristotle to the 19th century. It is also anchored in the studies of 19th century comparative psychologists, especially those defending the experimental method. Ethology refutes an approach solely based on a stimulus-response (S-R) link obtained in a laboratory by an experimenter.

The founders of ethology focus on the phylogenetically inherited aspect of behaviours and their trigger mechanisms. Based on his study of the functional aspect of behaviours through observations and experiments in natural environments, Tinbergen defines ethology as the « biology of behaviour », a scientific, quantitative and analytical discipline. Since its creation, ethology has invested new research fields through interactions with other scientific domains. Current studies focus on a wide variety of animal species, and raise a large number of questions, especially in the area of cognition.

Key words: *ethology, biology, comparative psychology, instrumental learning, Tinbergen, « Nurture-Nature » Dichotomy vs. Interaction.*

(1) Professeur émérite d'Éthologie, École Nationale Vétérinaire d'Alfort, 7 avenue du Général de Gaulle, 94704 MAISONS-ALFORT CEDEX / « Trois Pierres », Chemin des châteaux, 35380 Plélan le Grand.

Cet exposé n'a pas l'ambition de décrire de manière exhaustive la genèse de l'éthologie comme ont pu le faire Renck & Servais (2002). Il a délibérément pour but de montrer, à travers une revue rapide et quelques exemples, que l'éthologie est un domaine de la biologie qui a recours à la méthode scientifique, donc expérimentale : elle est une discipline de recherche confrontant les concepts à des données sans cesse renouvelées et non un simple discours sur ce que font les animaux ou sur ce qu'ils seraient supposés devoir faire.

L'ÉMERGENCE DE L'ÉTHOLOGIE

Des naturalistes aux psychologues comparatistes

De toute évidence, l'éthologie s'enracine dans les observations des naturalistes. Ceux-ci décrivaient, de manière plus ou moins exhaustive, la vie de relation des animaux dans leur milieu, leurs comportements alimentaires, sexuels, parentaux, intraspécifiques, de même que leurs stratégies contre les prédateurs. Ils soulignaient aussi souvent les particularités spécifiques et comparaient les espèces les unes aux autres. Ces descriptions sont soit précises, détaillées et objectives, soit entachées d'interprétations, de jugements anthropomorphiques, soit totalement anthropomorphisées. Aristote dans son Histoire des Animaux (Aristote 1969) rapporte un nombre considérable d'observations naturalistes d'une grande qualité par leur précision, leur objectivité et leur pertinence, à une époque où il n'avait pas de connaissances antérieures sur lesquelles s'appuyer. Il décrit notamment avec précision comment les abeilles récoltent le pollen des fleurs avant de le transporter vers la ruche : « *Les abeilles pour recueillir la cire, grimpent vers les fleurs et se servent activement de leurs pattes de devant. Puis elles les essuient aux pattes médianes, et celles-ci dans le creux que forment leurs pattes de derrière. Et ainsi lestées, elles s'envolent, et l'on voit bien qu'elles sont chargées* ». (Histoire des animaux II- Livre IX, 40. pp.186-187). De même, de manière pionnière, il décrit les trois modes de groupement fondamentaux chez les êtres vivants : « *Certains animaux vivent en troupes, d'autres solitaires, qu'il s'agisse d'animaux qui marchent, volent ou nagent [...]. Ont l'instinct social, les animaux qui agissent tous vers un but commun, ce qui n'est pas toujours le cas de ceux qui vivent en troupes. Sont ainsi les hommes, les abeilles [...], les grues* ». (Histoire des animaux. Livre I.1. p.15-16). Il fait là une distinction essentielle entre les espèces qui vivent de manière solitaire de celles qui vivent en groupe et parmi ces dernières, entre celles qui forment des groupes permanents, les espèces sociales, de celles qui sont seulement grégaires. Cette observation particulièrement pertinente a malheureusement été

oubliée et à l'heure actuelle le qualificatif « social » est utilisé inconsidérément à tous propos. La conséquence est pour le concept de « socialité » une perte de sa valeur en tant que concept biologique pour celle de simple étiquette souvent sans aucune valeur informative. L'observation d'Aristote permet aussi de conclure que ces modes de groupement représentent des « convergences évolutives », dans la mesure où leurs traits peuvent être reconnus, quel que soit le milieu terrestre, aérien ou aquatique où vivent ces espèces. Les observations de Jean-Henri Fabre ont une place particulière dans l'histoire de l'éthologie (Fabre 1914). Fabre ne se réclame pas de l'éthologie, mais son attitude faite d'observations sur les bousiers, ouvrant sur des expérimentations en milieu naturel, et son sens critique peuvent faire de lui un véritable précurseur de la discipline (Fabre 1914, pp.15-17). L'apport majeur aux observations des zoologistes est celui de Darwin et de sa théorie de l'évolution (Darwin 1859). En affirmant que « *le canon de l'histoire naturelle, à savoir 'natura non facit saltum' s'applique aussi bien aux instincts qu'aux structures anatomiques* »², Darwin (1859, p. 243) offre un cadre théorique notamment aux comparaisons des comportements entre les différentes espèces. Romanes (1883), un de ses compatriotes, a appliqué à la lettre cette approche continuiste dans sa revue comparative de l'intelligence chez les animaux³. Sa revue concerne l'expression de l'intelligence, des mollusques aux primates non humains⁴ en passant par les hyménoptères sociaux, l'éléphant, le chat et le chien (Romanes 1883 p. 471). En ce qui concerne le chapitre sur le chien, notamment, la méthode de Romanes est celle des anecdotes de première, seconde voire de troisième main (Romanes 1883, p. 462⁵). Pour cet auteur, la vérité d'un phénomène est établie à partir de la seule interprétation d'une personne qu'il juge digne de foi, ou lorsqu'un fait similaire a été rapporté par plusieurs observateurs jugés comme indépendants (Romanes 1883, p.469). Morgan, un contemporain de Romanes, prône une approche diamétralement opposée à celle de ce dernier (Morgan 1898). Là où Romanes fait d'une anecdote une vérité, Morgan insiste sur la différence essentielle entre une anecdote, résultat d'une observation inopinée, (*outcome of two minutes' chance observation*, Morgan 1898, p.258) et une approche expérimentale (*investigation*, Morgan 1898, p.255), consistant à placer à plusieurs reprises le même animal, ici un chien, dans la même situation, à répéter les essais ou à le placer dans différentes variantes de la situation initiale pour juger de la stabilité ou des variations de ses réponses (cf Fabre 1914). Morgan (1898, p. 291) affirme que l'approche scientifique permettra d'acquiescer « *une meilleure connaissance des processus psychologiques chez les animaux que celle que l'on pourrait obtenir avec un millier d'anecdotes* ». Une autre différence fondamentale entre les anecdotes

(2) ...the canon in natural history, of 'natura non facit saltum' is applicable to instincts as well as to corporeal structure...

(3) « [...] if we find a dog or a monkey exhibiting marked expressions of affection, sympathy, jealousy, rage, etc., few persons are sceptical enough to doubt that the complete analogy which these expressions afford with those which are manifested by man, sufficiently prove the existence of mental states analogous to those in man of which these expressions are the outward and visible signs » Romanes 1883 p. 8-9.

(4) « monkeys, apes, and baboons »

(5) « Mr. Darwin [...] quotes Dr. Hayes, who, in his work [...] repeatedly remarks that... »

« à la Romanes » et l'approche expérimentale est la prise en compte d'une variabilité et d'une probabilité de succès. Là où l'anecdote laisserait penser à chaque fois à une probabilité d'apparition égale à un, un essai conduisant à un succès, l'approche expérimentale établira une probabilité égale à un pour 12 essais réussis sur 12 ou de 0,5 pour seulement six essais réussis sur 12, c'est à dire une performance due à la chance au sens statistique. De plus, l'anecdote de par le style de la narration, utilisant notamment beaucoup d'adverbes, prend un caractère affirmatif, alors même que le fait rapporté peut donner lieu à diverses interprétations (à propos d'une anecdote de Romanes 1883 p. 460, Morgan 1898, p.300). Cette notion d'interprétations alternatives est à la base du canon que Morgan répète à trois reprises dans son ouvrage « *An introduction to comparative psychology* » (Morgan 1898, p 53, p. 59, p. 287). À la même époque, un psychologue comparatiste américain, Thorndike, rejoint Morgan dans sa critique de Romanes. Il adopte également l'attitude de l'expérimentateur permettant de mieux documenter l'universalité d'un phénomène dans une espèce ou d'une performance chez un individu (Thorndike 1898). Il conçoit des boîtes à problèmes dont l'ouverture n'est possible de l'intérieur que par la manipulation d'un dispositif ou de la manipulation successive de plusieurs dispositifs (figure 1 A). Il enferme un chat affamé dans cette boîte et dispose à la porte de la boîte, à l'extérieur à la vue du chat, une assiette contenant du poisson (cf Chance 1999). Le chat essaie de se glisser à travers tous les orifices possibles, griffant et mordant les éléments de la boîte (figure 1 A). Il passe sa patte à travers les ouvertures et essaie de saisir tout ce qui est à sa portée. Aux dires de Thorndike lui-même (Thorndike 1898, p. 13), le chat ne prête pas attention à l'assiette et au poisson mais cherche apparemment surtout à sortir de la boîte. Initialement, le chat peut griffer et mordre la boîte constamment pendant une dizaine de minutes. Thorndike enregistre le temps mis par chat pour sortir. En replaçant le chat plusieurs fois consécutivement, il constate que le temps mis par le chat pour sortir de la boîte diminue avec la répétition des essais (figure 1 B). Cette modification progressive de l'efficacité des comportements du chat révèle que ce changement de comportement n'est pas le fruit d'un raisonnement, mais de la construction graduelle d'une association. Le changement du comportement du chat, du fait de son expérience, l'apprentissage, est ici dû à la conséquence de ses comportements.

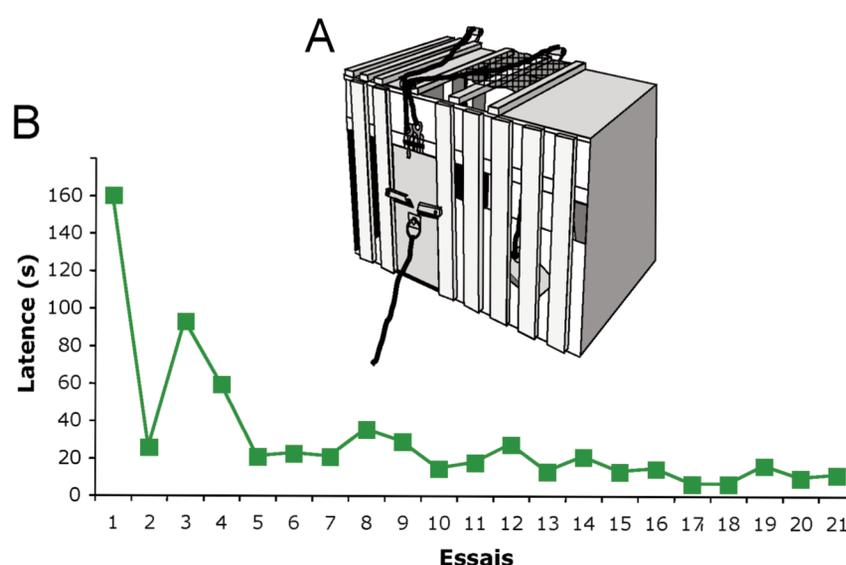


Figure 1 : L'approche expérimentale de Thorndike à propos de l'apprentissage.

A : « boîte à problèmes », ici à trois actions. Le chat est placé dans cette boîte. S'il arrive à en sortir par une série de comportements non organisés, il a accès à une récompense.

B : Replacé dans la « boîte », le temps qu'il met à en sortir diminue avec la répétition des essais. Les comportements du chat s'organisent, le conduisant à sortir plus rapidement. Thorndike en conclut que le comportement du chat change du fait de ses conséquences : sortir de la « boîte » et avoir accès à une récompense. C'est ce que Thorndike a énoncé comme la loi de l'effet (*law of effect*) à la base du conditionnement instrumental. Il est à noter que le graphique original de Thorndike, en 1898, ne comportait aucune indication des variables sur les axes (Chance 1999). Mais d'un autre côté, Thorndike a été le premier à mesurer le temps mis par le chat pour sortir de la boîte à chacun des essais. D'après Thorndike (1898) et Chance (1999).

Thorndike (1898) met en évidence un apprentissage par *trial and success* appelé maintenant apprentissage par essai-erreur. Ultérieurement, Thorndike énonce une loi de l'effet (*law of effect*) : « parmi plusieurs réponses manifestées au cours de la même situation, celles qui sont accompagnées ou suivies de près par une satisfaction pour l'animal, seront, toutes choses étant égales par ailleurs, plus solidement associées à la situation, de telle sorte que, quand elle se reproduira, elles auront plus de chances de réapparaître » (Thorndike 1911)⁶. Cette loi de l'effet constitue les fondements du conditionnement opérant ou instrumental, développé notamment par Skinner (Skinner 1938). Dans la ligne des travaux de Thorndike, Skinner développe l'établissement d'un lien, entre un stimulus et une réponse (S-R). Ce lien est obtenu dans un dispositif expérimental, connu ensuite sous le nom de boîte de Skinner (Skinner 1948). Cette boîte, réminiscente des *Puzzle boxes* de Thorndike, représente un environnement expérimental simple, de faible volume, ne présentant, sur une des parois, qu'un emplacement pour la présentation des stimulus et un levier dont l'appui délivre une récompense alimentaire ; cet appui peut aussi déclencher un choc électrique dans le plancher de la cage, pour obtenir un renforcement négatif. Ce dispositif a permis, et permet encore, une exploration systématique, parfaitement contrôlable, de l'établissement de ces liaisons S-R et de l'effet de la délivrance de renforcements positifs ou négatifs. Skinner, à la suite de pré-

Skinner, à la suite de pré-

(6) « Of several responses made to the same situation, those which are accompanied or closely followed by satisfaction to the animal will, other things being equal, be more firmly connected with the situation, so that, when it recurs, they will be more likely to recur... » (Thorndike 1911- chap.V).

décès américains, considère alors que tout comportement peut être appris et repose sur l'établissement de ce lien S-R.

L'éthologie

Tinbergen et Lorenz

À la même époque en Europe, des biologistes formés à la zoologie soit s'opposent à ces affirmations réductrices, soit abordent différemment le comportement des animaux, en les observant dans leur milieu naturel et en les soumettant à des expériences similaires à celles de Fabre (par exemple Tinbergen 1971⁷). Ces biologistes, dans une perspective strictement darwinienne de la continuité des comportements dans la phylogénèse, mettent l'accent sur le caractère hérité des comportements, dits « instinctifs » et de leurs mécanismes de déclenchement (cf Lorenz 1935). C'est cet aspect de la causalité des comportements qui réunit les deux fondateurs de l'éthologie, Tinbergen et Lorenz. Pour eux, les comportements « instinctifs » sont déclenchés par des combinaisons de stimulus spécifiques. Ils développent notamment les concepts de Patrons Invariants d'Actions (*Fixed Action Patterns* ou FAP), insistant sur le caractère stéréotypé et phylogénétiquement figés des comportements d'espèces très variées auxquelles ils s'intéressaient [insectes (guêpes, papillons,...), poissons (épinouche,...), oiseaux (Laridés, Anatidés,...)]. Associés à ces FAP, ils recherchent les mécanismes innés de déclenchement (*Innate Releasing Mechanisms* ou IRM) présents notamment dans les comportements sexuels, parentaux et sociaux. Tinbergen, en tant que naturaliste confirmé et passionné, insiste aussi sur la fonction adaptative des comportements (Tinbergen et al. 1962). L'ensemble de cette approche « éthologique » est clairement en opposition avec la position de Skinner de la prééminence de l'apprentissage (figure 2). Cette passion de Tinbergen pour les observations de terrain est une des différences profondes qui le sépare de Lorenz, grand amateur d'animaux apprivoisés qu'il garde chez lui avec d'autres animaux de compagnie (Kruuk 2003). En fait, pratiquement tout oppose Tinbergen et Lorenz : Tinbergen est un « scientifique modeste », un « penseur pas-à-pas »⁸, un expérimentateur brillant, au style simple et convaincant (Kruuk 2003). À l'opposé, Lorenz est un intellectuel brillant, bouillonnant d'idées, intervenant dans de

nombreux domaines, parlant plusieurs langues, un « égocentrique extraverti », un « blagueur », au style « flamboyant » et faisant une place abusive aux anecdotes (Kruuk 2003). Contrastant avec la modestie de Tinbergen, Lorenz a coutume de s'appropriier les idées des autres sans jamais faire référence à ses sources et/ou aux auteurs de ses emprunts (Kruuk 2003).

Quelques travaux fondateurs de N. Tinbergen

Tinbergen a, quant à lui, « ... le talent de voir une question de la biologie quand il regarde un animal. Dans les questions qu'il pose, il est un novateur » (Kruuk 2003, p.318). Il met en place la méthode des leurres dans ses expériences en milieu naturel. Cette méthode simple permet de faire varier les différentes dimensions des stimulus artificiels « naturalistes » (formes, couleurs, configurations). Actuellement, elle est toujours pratiquée même si les supports des stimulus ont changé (des modèles en carton aux images numérisées, des images animées « contrôlées » sont venues s'ajouter aux images fixes). La méthode de la repasse ou playback est aux stimulus acoustiques ce que celle des leurres est aux stimulus visuels. Elle est largement pratiquée pour

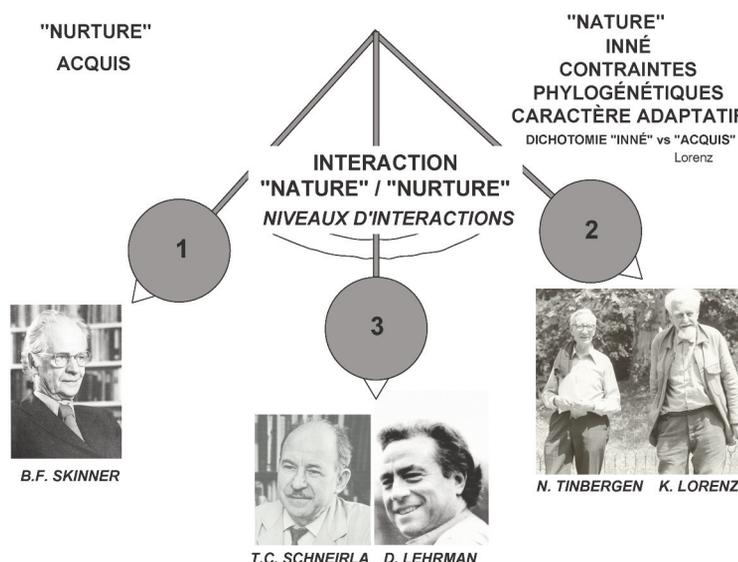


Figure 2 : Le « balancier de la connaissance ».

1. Skinner, psychologue américain développe des recherches expérimentales sur le conditionnement opérant qui conduit à l'établissement d'un lien S-R. Pour Skinner, tous les comportements seraient « appris », prenant leurs origines dans ces liens S-R.

2. Les fondateurs de l'éthologie, Tinbergen et Lorenz, zoologistes de formation et darwiniens convaincus, mettent l'accent sur le caractère phylogénétiquement hérité des comportements. Selon Lorenz ce qui est inné (*innate*) et ce qui est acquis (*acquired*) ne peuvent s'inscrire que dans une dichotomie. Après ce mouvement de balancier opposé, une situation d'équilibre s'établit dans une « interaction » entre des dispositions phylogénétiquement héritées et un environnement où celles-ci pourront s'exprimer à des degrés divers, conduisant à une variabilité et une plasticité comportementale mises en place au cours du développement. C'est la position 3, d'équilibre, tenue par Schneirla et Lehman.

Crédits photographiques : B.F. Skinner - B. Schwartz et al. 2002. Daniel Lehrman - National Academy of Sciences, T.C. Schneirla - Charles Tobach, Niko Tinbergen et Konrad Lorenz - I Eibl-Eibesfeldt.

(7) l'apprentissage de l'emplacement du nid chez la guêpe fouisseuse (*Philanthus triangulum*). L'orifice du nid d'une guêpe est entouré de 20 pommes de pin, pendant qu'elle est à l'intérieur. À sa sortie, elle tourne au dessus du nid et s'éloigne. Le cercle de pommes de pin est alors reconstitué 30 cm plus loin. La guêpe à son retour se pose directement au centre du cercle des repères et cherche l'orifice. Elle ne peut trouver son nid que si les repères sont replacés autour du nid – In Tinbergen 1971. p. 206.

(8) « Step-by-step thinker ».

explorer la fonction des émissions sonores, le versant « réception » du processus de communication. L'un des travaux princeps de Tinbergen sur les Mécanismes Innés de Déclenchement (*Innate Releasing Mechanism*, IRM), dans lequel il utilise des leurres, est celui portant sur le comportement de quémande du goéland, *Larus argentatus* (figure 3A) (Ten Cate 2009). Dès l'éclosion, les poussins de goéland se redressent vers le bec du parent et donnent des coups de bec sur la mandibule. Ce comportement déclenche chez le parent un comportement de régurgitation. Or la mandibule de l'adulte présente à son extrémité une tache rouge (figure 3A). Celle-ci peut-elle être considérée comme un « stimulus-signal » déclenchant un mécanisme inné ? Après les avoir sortis de leur nid, Tinbergen et ses collaborateurs testent des poussins à l'aide de différents modèles en carton en deux dimensions (figure 3B). Des paires de modèles sont présentés séquentiellement à chaque poussin, l'un étant toujours le modèle typique avec la tache rouge (figure 3B). Chaque modèle de la paire est présenté pendant 30 secondes, au cours desquelles est relevé le nombre de coups de bec du poussin. Chaque modèle (toujours apparié au modèle typique) est présenté jusqu'à 20 fois de suite (Ten Cate 2009). La motivation des poussins est maintenue en agitant le modèle et en imitant un des cris des parents goélands (Ten Cate 2009). Tinbergen conclut de ces expériences que la tache rouge est d'une grande importance (Tinbergen 1971, p.52). De plus, une tache de couleur quelconque peut avoir le même effet, voire un effet plus marqué que celui de la tache rouge (figure 3B). Le modèle où la tache est placée sur le front et non à l'extrémité de la mandibule déclenche le moins de réponses de la part des poussins. Toutefois deux résultats émergent, les poussins recherchent soit la tache rouge, soit l'extrémité du bec. Ils corroborent en fait les précédents, l'importance de la couleur rouge et celle d'un effet de contraste à la pointe du bec (Ten Cate 2009). Alors que l'expérience a lieu en 1946, elle est refaite et publiée à de nombreuses reprises avec des modifications des données, voire parfois de détails méthodologiques (Ten Cate 2009). Ce travail a été central pour l'établissement d'une méthode expérimentale au service de la théorie des IRM, mais il contient aussi tous les éléments qui permettent de critiquer cette approche tant sur le plan méthodologique que théorique. Sur le plan méthodologique, Kruuk (2003) souligne l'absence de standardisation des modes de présentation des leurres aux poussins et, notamment, par celle de tests statistiques venant confirmer ou infirmer les hypothèses.

La confrontation entre les éthologistes européens et les éthologistes américains

Ce travail princeps de l'éthologie est présenté par Tinbergen lors d'une réunion regroupant les éthologistes/zoologistes européens et les psychologues comparatistes américains impliqués

dans le comportement animal, comme Schneirla, un spécialiste du comportement des fourmis et Lehrman, un spécialiste du comportement des oiseaux (*The Macy Foundation conference* en 1954 ; Tinbergen 1955). Leurs critiques, notamment celles de Schneirla, concernent les aspects méthodologiques : il est avancé que le modèle typique est présenté beaucoup plus souvent que les autres modèles et que les poussins n'ont réellement acquis aucune expérience avec des goélands adultes avant les tests,... (Ten Cate 2009). Mais Lehrman suggère aussi que les données et la manière de les présenter permettent d'envisager des alternatives aux interprétations initiales de Tinbergen. Ces critiques s'adressent particulièrement au concept d'innéité ou *Innatedness* (Lehrman 1953). Hailman (1967) reprend les travaux sur le comportement de quémande du goéland. Le titre qu'il donne à son travail révèle clairement qu'il adopte une position conceptuelle critique par rapport au concept d'innéité et d'IRM. Il reproduit certains des résultats de Tinbergen, notamment l'importance de la tache rouge. Il montre aussi que les poussins prélevés sur le terrain, et qui ont une certaine expérience avec les parents, présentent des préférences particulières. À l'inverse, ceux éclos en incubateur ne montrent pas de préférences marquées (Hailman 1967). Il n'existe donc aucune raison de faire l'hypothèse d'une sensibilité « innée » à des stimulus complexes. De plus, quand les mouvements du leurre sont contrôlés (contrairement aux expériences originelles de Tinbergen), les poussins naïfs piquent la tache rouge où qu'elle

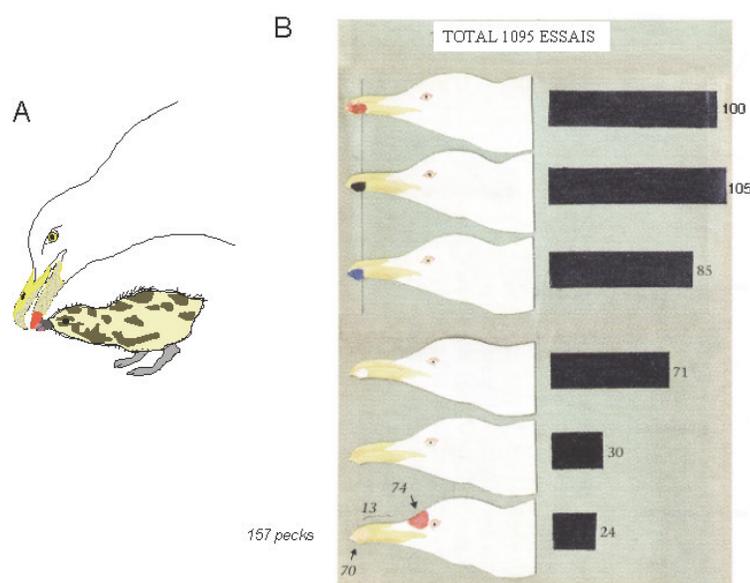


Figure 3 : Le comportement de quémande du goéland, *Larus argentatus* et le rôle de la tache rouge du bec du parent dans l'expression de ce comportement.

A : Le poussin de goéland nouveau-né se redresse vers le bec du parent qui descend vers lui avant de régurgiter de la nourriture (d'après Tinbergen 1971). Le poussin semble être guidé par la tache orangée du bec du parent.

B : Les différents modèles en carton, leurres en deux dimensions, de têtes de goéland argenté. Selon les modèles, la couleur de la tache, voire la place de la tache (pour le dernier modèle en bas), varient. Le modèle du haut est le modèle typique qui est le plus proche de la réalité, avec une tache rouge sur la mandibule jaune. Les barres et les chiffres sur la droite de chaque modèle correspondent au rapport, ramené à 100, entre les nombres de réponses pour chaque modèle et pour le modèle typique (100 = même nombre de réponses pour ce modèle par rapport au modèle typique) d'après Tinbergen, (1948).

soit sur la tête (Hailman 1967). Ils répondent alors à un stimulus discret. Ce que Tinbergen considère comme complexe et inné peut être interprété en processus perceptifs simples associés à un processus d'apprentissage lié au renforcement alimentaire.

Cette réinterprétation des résultats de Tinbergen, en relation avec une nécessaire rigueur méthodologique, s'inscrit dans la position prise par les psychologues comparatistes américains, comme Schneirla et Lehrman, face à la dichotomie « inné vs acquis », prônée par Lorenz (Lorenz 1937) (*figure 2. 3*). Lehrman remarque que la position innéiste de Lorenz ferme la porte à tout changement qualitatif comme ceux que l'on peut observer au cours du développement d'un individu (Lehrman 1953). Schneirla et Lehrman proposent de mettre fin à la dichotomie « inné vs acquis » au profit d'une **interaction** entre des dispositions phylogénétiques aux propriétés variées, ayant été soumises à la sélection naturelle, et les environnements où Tinbergen et Lorenz trouvaient les déclencheurs ou *releasers* spécifiques (Lehrman 1953 ; *figure 2.3*). Cette interaction dynamique caractérise le développement du comportement des espèces. Lehrman et Schneirla introduisent une autre notion fondamentale, celle des niveaux d'interactions entre des caractéristiques phylogénétiques et des capacités d'apprentissage (Lehrman 1953 ; *figure 2. 3*) : les premières pourraient prédominer chez des invertébrés, les secondes, chez les mammifères supérieurs. Les niveaux d'interactions correspondent notamment aux niveaux d'organisation du vivant. Cette conception « interactionniste » du comportement et de son développement constitue de fait une position médiane par rapport aux positions extrémistes, d'une part de Skinner et du « tout acquis » et d'autre part, de Lorenz et du « tout inné » (*figure 2. 3*).

LES FONDEMENTS DE L'ÉTHOLOGIE CONTEMPORAINE

1963 - Le texte fondateur de Tinbergen

Par ses talents de naturaliste et d'expérimentateur de terrain, mais aussi par la rédaction du texte « créateur » de l'éthologie, Tinbergen est le vrai fondateur de la discipline (Tinbergen 1963). Il affirme dans ce texte que « *l'éthologie se caractérise le mieux comme étant l'étude biologique du comportement [...] science ... caractérisée par un phénomène observable (un comportement, ou un mouvement), et [...] une méthode d'étude (la méthode en biologie)* »⁹ (Tinbergen 1963, p. 411 et *Biology of behaviour*, p. 430). Dans ce véritable « manifeste de l'éthologie », il définit les angles d'approche de la vie de relation des animaux : « *la méthode biologique est caractérisée par la méthode scientifique et... par le type*

de questions posées qui sont les mêmes que celles de la biologie et d'autres qui lui sont particulières (à l'éthologie). Huxley aime à parler des trois problèmes majeurs de la biologie » : celui de la causalité, celui de la valeur de survie, et celui de l'évolution. J'aimerais y ajouter un quatrième celui de l'ontogenèse. [...] il est utile à la fois de distinguer ces approches mais aussi d'insister sur le fait qu'une éthologie, science exhaustive et cohérente, doit prêter une attention équivalente à chacun de ces problèmes et à leur intégration. » (Tinbergen 1963, p.411)¹⁰. Tinbergen mentionne également l'évolution de l'éthologie depuis les premiers jours de sa reconnaissance en tant que discipline scientifique jusqu'en 1963. Pour lui, l'éthologie est passé du stade de la constitution d'éthogrammes, catalogues exhaustifs, spécifiques et uniquement qualitatifs, ne concernant de plus que quelques espèces, « *à celui d'une phase analytique, dans laquelle le taux entre les analyses expérimentales et les descriptions croît rapidement* » (Tinbergen 1963, p.412¹¹; Altmann 1974). En relisant cet article princeps de Tinbergen, certains auteurs éviteraient de nommer « éthogrammes » ce qui ne sont en fait que des « répertoires comportementaux » établis de manière opérationnelle, pour répondre à des questions précises, donc à caractère restrictif et à visée explicite de quantification (Samy 2005).

Les méthodes de l'éthologie

Le caractère scientifique de l'éthologie, en tant que discipline de recherche, conduit à ce que la partie « observation des comportements » ou « collecte des données » ne représente qu'une des étapes dans le processus de la méthode scientifique qui inclut aussi le questionnement par rapport à l'état de la connaissance, la génération d'hypothèses, la détermination de variables, puis le traitement et l'analyse des données avec la validation, ou l'infirmité, statistique des hypothèses (*figure 4*). L'ensemble du processus conduit à une réponse à la ou aux question(s) posée(s), mais aussi très généralement à la formulation d'autres questions dues à la variabilité inhérente à tout phénomène biologique (*figure 4*). L'une des difficultés spécifiques à l'éthologie est la détermination des variables comportementales reconnaissables et récurrentes, qui vont être définies et quantifiées exclusivement les unes des autres. Cette opération qui conduit à l'élaboration du répertoire comportemental (*figure 4*) consiste à segmenter l'enchaînement continu des mouvements des organismes, c'est-à-dire de leurs comportements, en relation avec leur environnement (Samy 2005). L'une des manières de procéder est de segmenter ce continuum « *partout où les animaux le font* » (Altmann 1965, p.492). La collecte des données se fait par les moyens les plus appropriés en regard de la question posée, de l'environnement dans lequel les sujets sont observés, des préférences des chercheurs ou d'autres contraintes (papier/crayon,

(9) « The fairest characterisation of Ethology is « the biological study of behaviour ». [...] the science is characterised by an observable phenomenon (behaviour, or movement), and [...] a method of study (the biological method). »

(10) « The biological method is characterised by the general scientific method, and [...] the kind of questions we ask, which are the same throughout Biology and some of which are peculiar to it. Huxley likes to speak of « the three major problems of Biology »: that of causation, that of survival value, and that of evolution -to which I should like to add a fourth, that of ontogeny. [...] it is useful both to distinguish between them and to insist that a comprehensive, coherent science of Ethology has to give equal attention to each of them and to their integration » p. 411.

(11) « into an analytical phase, in which the ratio between experimental analysis and description is rapidly increasing ».

dictaphones, caméscopes, ordinateurs et autres assistants personnels portables et logiciels dédiés comme « The Observer »®⁽¹²⁾, etc.¹²). Pour cette collecte, l'étape centrale de toute étude éthologique, l'observateur est « à la disposition de l'animal », que les observations soient de type naturaliste sur le terrain (*non manipulative*, Altmann 1974) ou de type expérimental (*manipulative*, Altmann 1974). L'éthologiste doit respecter les rythmes biologiques des espèces, leurs périodes d'activité ou autres, et les routines de leur mode de vie. L'observateur doit se faire oublier de ses sujets d'étude sans se cacher. Il doit se fondre dans le paysage, sans bien sûr intervenir avec ses sujets.

Par rapport aux autres disciplines scientifiques ayant le comportement pour objet d'étude, l'éthologie se caractérise par :

- la prise en compte de la relation entre un animal et son milieu de vie ; elle s'adresse donc à l'analyse quantitative de la vie de relation de l'animal ; la nature de cette interaction conduit à évaluer son état d'adaptation laissant supposé un état de bien-être ;

- la dimension individuelle (ontologique) et intégrative : le sujet est étudié dans sa globalité et individuellement ; les phénomènes biologiques mis en évidence dans une étude éthologique le sont dans la mesure où ils s'expriment en dépit de la variabilité individuelle ;

- la dimension comparative en relation avec la phylogenèse, traits homologues ou convergences évolutives.

Quelques problématiques de l'éthologie

Depuis la reconnaissance de l'éthologie comme une discipline de la biologie, les études qui relèvent de ce domaine ont concerné une variété considérable d'espèces du règne animal. Elles vont des cœlentérés à l'homme, en passant par les mollusques, les arthropodes, insectes en particulier, les poissons, batraciens, reptiles, les oiseaux et les mammifères, etc. Les espèces animales concernées sont, pour leur grande majorité, des espèces sauvages. Bien que largement minoritaires, les études des espèces domestiques ont toujours existé mais ont connu un développement particulier depuis le recours à l'éthologie dans les approches zootechniques et, beaucoup plus

récemment, depuis le développement de l'éthologie cognitive appliquée au chien et à la relation homme-chien. Les recherches en éthologie chez les céphalopodes ont été à l'origine de considérations éthiques similaires à celles réservées jusqu'alors aux vertébrés. Les thématiques des travaux chez ce grand nombre d'espèces variées s'inscrivent toutes dans le cadre des quatre questions de l'éthologie, mais plus particulièrement de celui de la causalité, de la fonction immédiate et, à un moindre degré à l'heure actuelle, du développement des comportements. Les recherches concernant le comportement social ont perdu de l'importance, ce qui pourrait en partie être dû à l'utilisation inconsidérée du terme « social ». Toutefois les recherches sur la communication, un processus particulièrement important (parce que fréquent) chez les espèces sociales, connaissent toujours un grand intérêt. L'étude de la structure des

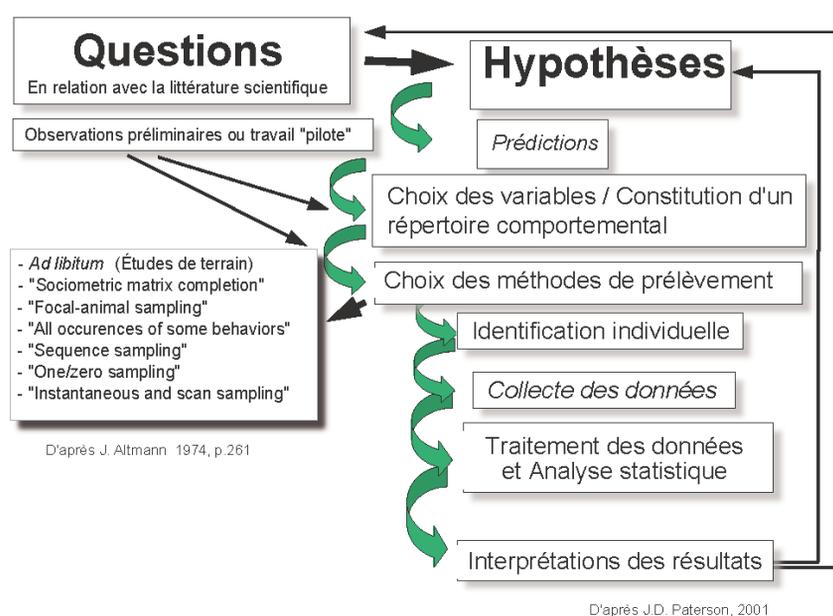


Figure 4 : La méthode scientifique en éthologie : les différentes étapes d'une recherche en éthologie (d'après Paterson 2001), incluant les différentes méthodes d'échantillonnage (d'après Altmann, 1974).

(12) « Papier/Crayon » réfère à une prise de notes (codes de comportement prédéfinis, etc.) directe, sur papier, tout en observant les sujets d'étude. L'observateur peut aussi énoncer les codes de comportements et les enregistrer à l'aide d'un dictaphone, en restant en contact visuel permanent avec les sujets. Ces codes seront reportés soit sur des feuilles de prélèvement, soit directement dans des tableurs informatiques. Le caméscope peut être utilisé pour saisir des scènes qui seront dépouillées ultérieurement – dans le cas où l'on peut être sûr qu'aucune donnée ne sera perdue du fait des contraintes techniques des caméscopes – ex. focale des objectifs. Les données seront obtenues par un dépouillement différé des enregistrements (une heure d'enregistrement conduit à trois ou quatre heures de dépouillement). Les caméscopes peuvent aussi être utilisés comme « mémoire des scènes » enregistrant en continu, alors que l'observateur utilise une méthode « papier/crayon ». Des ordinateurs portables peuvent être utilisés pour une saisie informatique directe des comportements. Cette utilisation nécessite souvent des répertoires ne comportant que peu d'items. Pour certains observateurs, celle-ci peut ne pas s'avérer assez « souple », notamment lors de corrections d'erreurs. Mais l'utilisation des ordinateurs, lorsqu'elle est possible, peut représenter un gain de temps important. Les ordinateurs présentent l'avantage de pouvoir saisir facilement la durée des comportements, une information qui, selon les hypothèses, peut s'avérer importante. Dans des conditions expérimentales, les durées des comportements ou les latences d'apparition peuvent être obtenues directement à l'aide d'un chronomètre.

vocalisations fait notamment référence à un grand nombre de thématiques interconnectées comme, chez les oiseaux, l'ontogénèse (apprentissage du chant et influences sociales) et les capacités cognitives (imitation, dialectes, etc.) à propos desquelles l'éthologie est alors associée aux neurosciences (Nottebohm & Arnold, 1976 ; George *et al.* 2011). Depuis l'apparition de l'éthologie cognitive au début des années 1980, le nombre de recherches dans ce domaine a connu une croissance exponentielle. Ces recherches portent sur les apprentissages, la manière dont les espèces organisent les stimulus de l'environnement (discrimination, catégorisation, reconnaissance, etc.) (Vauclair et Kreutzer 2004). Elles concernent aussi le traitement de signaux dans le cadre d'interactions intraspécifiques, sociales ou interspécifiques, de même que la théorie de l'esprit (*Theory of Mind* ou ToM, Premack & Woodruff 1978) qui fait référence, pour une espèce, à la capacité d'attribution d'intentions, de savoirs à d'autres congénères. D'autres thématiques se rapportent au développement du comportement abondant, notamment le comportement parental, les relations mère-jeunes (ou mère-jeune) et jeunes-mères (et jeune-mère) ainsi que, dans le cas des espèces sociales, le rôle des différents membres du groupe dans le développement du comportement des jeunes et de celui des relations sociales (Deputte 2000). Enfin, depuis les années 1990, des recherches en éthologie sont consacrées à l'évaluation de l'influence des modifications de l'environnement, au sens large – structuration de l'espace et environnement social et non-social – sur le comportement d'individus très généralement en groupe (Boissy *et al.* 2009). Le but est de comprendre comment les individus s'approprient leur environnement et comment une modification expérimentale fait évoluer leurs comportements. Une thématique plus récente explore la relation homme-animal, que ce soit en situation d'élevage ou dans le cadre d'animaux de compagnie.

Quelques personnalités de l'éthologie contemporaine et leurs contributions

L'histoire de l'éthologie est jalonnée de personnalités ayant contribué de manière particulière à la définition de nouveaux concepts ou à la modification d'anciens concepts. Quelques exemples peuvent être évoqués. Von Uexküll (1934/1984) propose le concept d'*Umwelt* pour souligner que le monde vécu par les individus des différentes espèces est dépendant de leur équipement sensoriel, variable selon les espèces et aussi dépendant de leur expérience individuelle. Cette proposition est particulièrement importante à considérer dans l'analyse de relations interspécifiques.

L'ancrage évolutionniste de l'éthologie a conduit Wilson à explorer les facteurs qui, au cours de l'évolution, ont conduit un certain nombre d'espèces à constituer des groupes permanents et organisés, les espèces sociales. Il propose, dans « Sociobiology » (Wilson 1975) que le trait social trouve son origine dans le rapport des gènes partagés par deux individus : un individu aura tendance à d'autant plus aider un partenaire que celui-ci partage une plus grande proportion de gènes avec lui. Au-delà des

débats et autres considérations que la sociobiologie de Wilson a suscité par le déterminisme quasi absolu des relations inter-individuelles, la sociobiologie a le mérite de mettre l'accent sur le fait que la socialité est un trait apparu au cours de l'évolution, donc sous l'influence de la sélection naturelle. Cela devrait faire réfléchir ceux qui utilisent le terme « social » de manière erronée, notamment pour signifier des interactions interspécifiques dont le propre est d'échapper à la sélection naturelle (aucun avantage reproductif possible). Une autre conséquence de la sociobiologie, est d'avoir redonné du dynamisme au champ de recherche « génétique et comportement ». La détermination des paternités dans les groupes multimâles/multifemelles chez les primates a permis, notamment, d'évacuer le mythe d'un « mâle dominant » qui monopoliserait la reproduction. Cette caricature éliminait un peu rapidement le rôle des femelles dans le choix des partenaires sexuels et la mise en place, par les mâles, de stratégies permettant de contourner un accès « direct » aux femelles.

Dès le milieu des années 1960, Hinde publie un livre important dont le titre souligne les racines de l'éthologie et notamment ses liens structurels avec la psychologie comparée : *Animal behaviour – a synthesis of ethology and comparative psychology* (Hinde 1966). Hinde a une influence importante sur tout ce qui relève du développement du comportement, notamment chez les primates (Hinde 1971). Il conçoit des outils conceptuels pour analyser la dynamique de relations dyadiques, comme la relation mère-jeune et définir le rôle de chacun dans la détermination de la nature d'une relation. Il attire aussi l'attention sur le fait qu'au sein d'un groupe social, la mère d'un jeune n'est qu'un membre de ce groupe constitué par ailleurs d'autres individus des deux sexes, d'âges différents, affiliés ou non (Hinde 1971). Chacun des membres peut jouer un rôle particulier dans le développement du jeune par la singularité de son « phénotype social ». Mais de plus, tous les membres participent, par leur diversité, au développement d'un comportement social plastique et diversifié (Deputte 2000).

Il convient de mentionner le retentissement important du livre de Griffin, *The question of animal awareness : evolutionary continuity of mental experience* (Griffin 1976), qui a pour ambition d'« étendre les horizons de l'éthologie ». Il pose les fondements d'une science fondamentalement expérimentale, l'éthologie cognitive. Griffin adopte une attitude fondamentalement darwinienne d'une continuité des « états mentaux ». Il cherche surtout à lever les tabous de l'éthologie objectiviste et souhaite ainsi éviter une projection anthropomorphique des chercheurs sur leurs sujets animaux, qui les empêcherait d'aborder des éléments fondamentaux des représentations mentales des individus, notamment la question de la théorie de l'esprit.

Enfin, il faut noter l'émergence de l'Écologie comportementale (*Behavioural Ecology* de Krebs & Davies, 1978). Il s'agit d'une branche de l'éthologie qui utilise une approche fondée sur le concept de stratégie optimale de la recherche de nourriture (*Optimal foraging*) et qui s'adresse spécifiquement à la question de la fonction ultime des comportements (à l'échelle de l'évo-

lution). En éthologie, l'approche classique des comportements alimentaires porte sur les choix alimentaires, les stratégies de transformation de la nourriture, etc., dans le cadre d'un équilibre métastable entre des ressources environnementales et les stratégies individuelles ou collectives (« éco-éthologie », environnements « durables », *sustainable environments*). L'Écologie comportementale fait appel à des concepts issus d'une approche économique, faisant notamment recours à la théorie des jeux (Maynard Smith 1982). La théorie des jeux conduit à déterminer quelles stratégies individuelles conduisent, dans des populations, à un équilibre stable (*Evolutionary Stable Strategy*, ESS). Ces stratégies, dont les individus ne sont pas conscients, conduisent à leur sélection à l'échelle de l'évolution en donnant un avantage reproductif aux espèces qui les adoptent.

En France, la recherche en éthologie trouve aussi ses fondements à la fois dans la psychophysiologie et dans la zoologie. Mis à part le cas de Jean-Henri Fabre, les psycho-physiologistes Viaud et Piéron et le psychologue Guillaume, notamment, peuvent être considérés comme étant directement ou indirectement à l'origine du développement de l'éthologie française. Sa racine zoologiste est représentée par Grassé qui a été à la base de la vocation de nombreux éthologistes. Son approche des comportements a été profondément comparative, mais s'est inscrite dans une approche néo-lamarckienne de l'évolution (Grassé 1955). Parmi ceux qui ont été à l'origine du développement d'une éthologie française aux approches diverses, soit proches du courant américain de Schneirla et Lehrman, soit du courant de Lorenz, ou développant des approches de génétique du comportement, on peut citer notamment : Richard, Chauvin, Médioni, Le Masne, etc. Tous ces scientifiques ont consacré leurs recherches aux insectes même si leurs élèves ont développé les leurs chez les oiseaux, les primates ou d'autres espèces. Signoret occupe une place particulière chez les éthologistes français. Il est en effet à l'origine de l'introduction du comportement dans les thématiques de recherches de l'INRA. Il est un des grands artisans du développement de la recherche en comportements chez les animaux domestiques de production. En cela, il peut être considéré comme étant à l'origine des recherches actuelles sur le bien-être animal chez ces espèces. Dans les Universités, les laboratoires d'éthologie sont répartis sur toute la France : à Rennes (laboratoire fondé par Gaston Richard), Paris (Paris13-Villetaneuse et Paris10-Nanterre, etc.), Toulouse, Marseille, Caen Tours, Strasbourg, Dijon, Saint Etienne, etc. L'INRA compte plusieurs centres où le comportement est l'objet d'étude par différentes équipes : Clermont/Theix, Nouzilly/Tours, Rennes / Saint Gilles, etc.

CONCLUSION

L'éthologie, discipline scientifique, a pour objet l'analyse de la vie de relation des espèces animales, *Homo sapiens* compris, en utilisant les méthodes de la biologie. Elle analyse l'interaction des individus dans leur milieu, pour dégager les causes et les facteurs de développement de leurs comportements, ainsi que les fonctions immédiate et « ultime » (à l'échelle de l'évolution) de ces comportements. Elle s'impose maintenant comme une des disciplines essentielles contribuant à une connaissance objective du comportement. À la différence d'autres disciplines analysant le comportement, l'éthologie aborde l'individu dans son intégrité et pour une grande diversité d'espèces animales, dans une perspective comparative et évolutive. Progressivement, de nouveaux champs de l'éthologie se sont dessinés. L'un, l'éthologie cognitive, s'est rapproché de la psychologie comparée en abordant, notamment, la manière dont les individus de différentes espèces traitent les informations de leur environnement, construisent leur « réel » et mettent en place des stratégies. Ce domaine de l'éthologie entretient des relations privilégiées avec les neurosciences. L'autre aborde les limites de l'adaptation des individus, en particulier dans leur capacité à atteindre un état de bien-être. Ce concept de bien-être animal trouve son origine notamment dans les contraintes, comme le confinement, imposées aux espèces sauvages maintenues en captivité et aux espèces domestiques, donc au service de l'homme. L'éthologie constitue donc une base objective pour évaluer la qualité des conditions de vie, notamment des espèces domestiques, et les troubles du comportement de ces espèces soumises à des contraintes particulières. Sa prise en considération par les vétérinaires implique que l'éthologie ait sa place dans leur formation. Les particularités des animaux domestiques, conséquence de la domestication, restreignent le champ de l'éthologie tel que défini par Tinbergen, la question de la fonction ultime perdant de sa pertinence et soulèvent des défis méthodologiques qu'il est important de relever. Mais elles obligent, dans l'étude des comportements de ces animaux, à renforcer les relations de l'éthologie avec d'autres disciplines de la biologie comme la physiologie et la neurobiologie. Par ailleurs, l'essor de l'éthologie dans la formation vétérinaire ne peut être lié qu'au développement d'une recherche dynamique, seul moyen pour accroître les connaissances, assurer un enseignement de qualité et permettre à terme l'éradication de discours non ou fausement scientifiques.

BIBLIOGRAPHIE

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Altmann, S.A. 1965. Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. *J Theor Biol.* 8: 490-522.
- Aristote, 1969. *Histoire des animaux*. Gonthier Éditeur, Paris.
- Boissy, A. Pham-Delègue, M-H. Baudoin, C. 2009. *Ethologie appliquée : comportements animaux et humains, questions de société*, Editions Quae, Versailles.
- Chance, P. 1999. Thorndike's puzzle boxes and the origins of the experimental analysis of behavior. *J Exp Anal Behav.* 72, 433-440
- Darwin, C. 1859/2001. *On the origin of species by means of natural selection*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Deputte, B.L. 2000. Primate socialization revisited : Theoretical and practical issues in social ontogeny. *Advances in the Study of Behavior*, 29 : 99-157
- Fabre, J.-H. 1914. *Souvenirs entomologiques : étude sur l'instinct et les mœurs des insectes*. Librairie Delagrave, Paris.
- George, I., Richard, J.P., Cousillas, H., Hausberger, M. 2011. No need to talk, I know you: familiarity influences early multisensory integration in a songbird's brain, *Front Behav Neurosci.* Volume 4 p 1-8.
- Grassé P.P. 1955. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie* – Tome XVII, Fasc 1 & 2 – Mammifères, les ordres : anatomie, éthologie, systématique, Masson, Paris.
- Griffin, D.R. 1976. *The question of animal awareness : evolutionary continuity of mental experience*. Rockefeller University Press. New York.
- Hailman, J. P. 1967. The ontogeny of an instinct. *Behaviour, Supplement*, 15, 1-159.
- Hinde, R.A. 1966. *Animal behaviour : a synthesis of ethology and comparative psychology*. McGraw Hill, London.
- Hinde, R. A. 1971. Development of social behavior. In *Behavior of Nonhuman Primates: Modern Research Trends* (ed.A. M. Schrier, H. F. Harlow and F. Stollnitz), Vol. 3, pp. 1- 60. Academic Press, New York.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1978. *Behavioural ecology : an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Lehrman, D.S. 1953. A Critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behavior. *The Quarterly Review of Biology* 28 : 337-363.
- Lorenz, K. 1937. Ueber den Begriff der Instinkthandlung. *Folia biotheor.* 2: 17-50.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Morgan, C.L. 1898. *An introduction to comparative psychology*, Walter Scott, London.
- Nottebohm, F. & Arnold, A.P. 1976 Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science* 194 :211-213.
- Paterson, J.D. 2001. *Primate behavior: an exercise workbook*. Waveland Press, Prospect Heights Ill. USA.
- Premack D., Woodruff, G. 1978. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behav. Brain Sci.* 4:515-526
- Renck, J.L. & Servais, V. 2002. *L'éthologie: histoire naturelle du comportement*. Édition du Seuil, Paris.
- Samy, J. 2005. *Constitution d'un répertoire comportemental en éthologie : aspects méthodologiques et application à l'étude des interactions sociales chez l'éléphant d'Asie (Elephas maximus) au Sri Lanka*. Thèse. Med. Vet. Alfort.
- Skinner, B. F. 1938. *The Behavior of Organisms: An Experimental Analysis*. Appleton-Century, New York.
- Skinner, B. F. (1948). Superstition in the pigeon. *Journal of Experimental Psychology* 38: 168-172.
- Ten Cate C. 2009. Niko Tinbergen and the red patch on the herring gull's beak. *Animal Behaviour* 77 : 785-794.
- Thorndike, E. L. 1898. Animal intelligence: An experimental study of the associative process in animals. *Psychological Review Monograph Supplements* 2(8).
- Thorndike, E. L. 1911. *Animal Intelligence*. Macmillan, New York.
- Tinbergen, N. 1948. Physiologische Instinktforschung. *Experientia* 4 : 121-133.
- Tinbergen, N. 1955. Psychology and ethology as supplementary parts of a science of behavior. In *Group Processes, Transactions of first conference*. (ed. B. Schaffner & Josiah Macy Jr), . pp.75-167. Foundation, New York.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* 20 : 410-433.
- Tinbergen, N. 1971. *L'étude de l'instinct*. Payot, Paris [originellement Tinbergen 1951. The study of instinct, Clarendon Press, Oxford].
- Tinbergen, N. Broekhuysen, G.J., Feekes, F., Houghton, J.C.W., Kruuk, H., Szulc, E. 1962. Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus*: a behaviour component of camouflage. *Behaviour* 19:74-118.
- Uexküll J., von 1934/1984. *Mondes animaux et monde humain*, Denoël, Paris.
- Vauclair, J. & Kreutzer, M. 2004. *L'éthologie cognitive*. Editions Ophrys, Paris.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.