

TERMINOLOGIE

Définition de quelques termes d'usage courant en éthologie et dans les disciplines associées

par
Jean-Claude RUWET *

AVANT-PROPOS

Comme discipline scientifique, l'éthologie s'est dotée d'un langage propre. Celui-ci recourt tantôt à des termes ou à des expressions nouveaux créés pour rendre compte des concepts qu'elle a forgés, tantôt à des termes du vocabulaire usuel auxquels elle donne une acception nouvelle. Sans que les éthologistes puissent être accusés de verser dans le jargon, ces termes et expressions, dans l'acception que leur donnent les éthologistes, peuvent dérouter le profane, voire le spécialiste s'exprimant en langue française. De très nombreux concepts de l'éthologie ont en effet été pensés et formulés dans des langues étrangères, l'allemand d'abord, l'anglais ensuite, et les premières traductions ou assimilations en français ont été plus ou moins variées et heureuses quant au choix des termes et expressions, ou quant à l'adéquation ou à l'adhésion aux concepts originaux. Il en est résulté des ambiguïtés, des malentendus, et des querelles de mots embrouillant des divergences de conception ou masquant des différences de compréhension. La situation n'est pas moins mouvante et dangereuse lorsqu'il s'agit d'utiliser des termes du langage courant, spécialement dans un domaine, le comportement, où chacun s'estime juge tout en étant partie ! Du fait du succès de l'éthologie, le langage courant s'est à son tour réapproprié, mais pas toujours de manière exacte et heureuse, des termes et expressions de notre discipline. En définitive, il faut s'accorder sur le sens des mots. Il est donc impérieux de proposer des définitions. Exercice périlleux. Car dans la mesure où l'éthologie est une discipline jeune, les concepts sont parfois encore mouvants et, quand on arrive à s'entendre sur une définition précise, c'est que le concept, figé, n'a plus comme tel qu'une valeur historique. L'histoire d'une discipline fait cependant partie de la culture liée à cette discipline, et est indispensable à la compréhension de l'émergence et à la formation de concepts nouveaux.

* Chaire d'Éthologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie de l'Université, 22 Quai Van Beneden B-4020 Liège.

Quelques auteurs se sont risqués à cet exercice de définition. L'entreprise pionnière, la plus courageuse et méritoire, fut le dictionnaire éthologique trilingue d'Armin HEYMER (1) où près de 900 termes, expressions et synonymes bénéficient d'un petit paragraphe, identique en allemand, en anglais et en français. Ce système a l'immense avantage d'établir sans équivoque les équivalences linguistiques; mais il réduit l'espace disponible pour chaque item. Une autre tentative est le dictionnaire allemand de l'éthologie de Klaus IMMELMANN (2) dont une version anglaise est en cours, et dont une traduction en français paraîtra en 1989. Quelque 530 termes et expressions sont traités dans des paragraphes de longueur fort variable, en fonction de leur importance théorique ou de leur succès; IMMELMANN a été spécialement attentif à inclure la définition des termes de biologie, physiologie et écologie auxquels l'éthologiste recourt, soit dans leur signification originelle, soit avec une connotation propre; dans son acception d'étude biologique du comportement, l'éthologie a en effet des liens étroits avec ces disciplines, se repose sur elles, y fait des emprunts. La traduction dans notre langue veille à conserver, à côté des termes français d'usage confirmé ou proposés, le terme allemand original et l'équivalent anglais. Soixante-neuf auteurs ont par ailleurs contribué à un ouvrage unilingue anglais (of course !) édité par David Mc FARLAND (3), ouvrage volumineux qui se situe à mi-chemin entre le dictionnaire et l'encyclopédie; quelque 220 termes ont été choisis, dont la plupart font l'objet d'un véritable chapitre, mettant l'accent sur l'histoire de l'acception du terme et s'appuyant sur de nombreux exemples choisis dans l'éventail de toutes les familles et espèces zoologiques.

Une preuve du succès de l'éthologie en tant que discipline scientifique est l'usage de plus en plus répandu de termes qu'elle a générés ou revitalisés dans les disciplines associées comme la physiologie, le morphologie, la systématique et l'écologie, mais surtout, dans les autres disciplines du comportement, comme la psychologie et la psychiatrie. Ainsi, les dictionnaires de psychologie incorporent-ils un nombre croissant de termes issus de l'éthologie ou dont le sens a été modifié par elle. Sollicité pour rédiger un certain nombre de définitions pour une entreprise de ce genre, je n'ai pas voulu me dérober, tout en mesurant les inconvénients : c'est l'éditeur qui choisit les items, qui fixe de manière tout à fait contraignante, en fonction de sa fréquence d'utilisation, le nombre de lignes dévolu à chacun, qui fixe le cadre rédactionnel auquel les auteurs sont priés de se conformer pour garder à l'ensemble une cohérence interne, qui limite impérativement à des cas exceptionnels les citations et références bibliographiques. L'exercice est plus périlleux qu'il ne paraît, car les paragraphes, dans leur nudité obligée, mettent tout autant en évidence le non-dit, servent de révélateur à tout ce qu'il eût fallu dire encore ! Je livre en primeur aux lecteurs des Cahiers les résultats de cet exercice, portant sur un lot imposé de 74 termes. Les astérisques (*) dans le corps d'un paragraphe signalent les termes faisant eux-mêmes l'objet d'un paragraphe particulier.

- (1) HEYMER, Armin, 1977 — *Ethologisches Wörterbuch - Ethological dictionary - Vocabulaire éthologique*, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 238 pages.
- (2) IMMELMANN, Klaus, 1982 — *Wörterbuch der Verhaltensforschung*, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 317 pages. Traduction française à paraître chez Mardaga en 1989.
- (3) Mc FARLAND, David, 1981 — *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 658 pages.

AGONISTE

Muscle responsable d'un mouvement, par opposition au muscle antagoniste. Par extension, désigne celui qui prend l'initiative dans une relation dyadique. Le comportement agonistique englobe toutes les conduites intervenant dans des situations de rivalité entre individus ou groupes d'une même espèce : il recouvre les comportements de menace et d'attaque, mais aussi ceux d'évitement et de fuite. Certains auteurs l'utilisent comme synonyme de comportement agressif*. En fait, comme dans toute rencontre, les éléments d'attaque-fuite ou de menace-évitement sont entremêlés, un terme général distinct de l'agressivité pure est indispensable pour recouvrir l'ensemble de la situation de rivalité.

AGRESSIF (Comportement)

Le comportement agressif recouvre toutes les conduites, souples et progressives, ou stéréotypées et ritualisées* de menace et attaque intervenant dans les situations de rivalité entre congénères. Il détermine un espace personnel en deçà duquel l'intrusion d'un rival n'est pas tolérée. Cette distance* interindividuelle varie selon les espèces et, chez chacun, selon les circonstances et son histoire personnelle. Sa fonction biologique première est d'assurer la sécurité et la tranquillité du sujet, en même temps qu'elle lui garantit les ressources essentielles : une place au dortoir, un accès à la nourriture. Les fluctuations saisonnières de la production d'hormones gonadotropes et sexuelles, réglées chez les animaux par un rythme endogène stimulé et synchronisé par les variations de l'environnement (photopériode, stimulation sociale) induisent, spécialement chez les mâles, des modifications importantes de l'intensité du comportement agressif et de l'intolérance. Par le biais de la structuration de groupes sociaux selon les principes des hiérarchies* ou de la territorialité*, le comportement agressif réglemente en fait l'accès aux situations les plus favorables à la reproduction. Il est alors le support d'une compétition et partant d'une sélection intraspécifique. Pour l'individu et au sein du groupe social, le jeu des comportements de menace et d'évitement (voir comportement agonistique) suffit à régler

sans dommage corporel l'espacement des sujets selon leur statut et leur fonction. En cas d'augmentation excessive de la densité de population, la pression accrue de compétition, la fréquence des interactions entraînent une situation de stress pouvant provoquer la diminution de la fertilité et une émigration partielle, ce qui ramène à l'équilibre la population, les groupes sociaux, les sujets.

La nature et l'origine de l'agressivité ont fait l'objet de débats confinant à la querelle idéologique. LORENZ et FREUD se rejoignent pour postuler l'existence d'une pulsion agressive irrépressible. Pour d'autres, elle s'installe au cours de l'ontogenèse, en fonction des frustrations et des expériences. Il faut noter que si, dans la nature, l'agressivité est modulée par des mécanismes compensateurs, elle se prête dans les élevages à la sélection artificielle orientée (coqs et chiens de combat). Les biologistes distinguent l'agressivité intraspécifique qui, soigneusement modulée, concourt au succès global du groupe et de la population en évitant les dommages corporels à l'individu, et l'agressivité interspécifique qui s'inscrit dans le registre du comportement de prédation* et d'antiprédation.

ALIMENTAIRE

Le comportement alimentaire recouvre toutes les conduites impliquées dans l'obtention, la manipulation et l'ingestion de nourriture. Il représente une grande partie du répertoire de base d'une espèce; motivé par la faim ou stimulé par les jeunes à nourrir, il peut mobiliser l'essentiel du temps d'activité de l'animal, bien que certains se montrent opportunistes quant au moment, au lieu, à l'objet. Chaque espèce a développé sa propre stratégie alimentaire s'inscrivant dans la phytophagie, la prédation ou le parasitisme, la saprophagie, en fonction de sa morphologie, de sa physiologie et de ses capacités d'assimilation, du milieu qu'elle fréquente. Cette stratégie est le reflet de la nécessité de s'alimenter, mais aussi de la nécessité tout aussi vitale de ne pas être mangé. Locomotion, comportement alimentaire et d'antiprédation expriment la place qu'a et le rôle que joue chacun, à sa manière, dans l'écosystème* : sa niche*

écologique. Le comportement alimentaire, quant à ses moyens et son succès, est modulé par la compétition et la coopération, interspécifiques et intraspécifiques. Tous les exemples existent d'action isolée, de groupe, ou de masse, mono ou plurispécifique.

Les comportements vitaux de locomotion, alimentation et antiprédation sont les matériaux de base à partir desquels se sont élaborés les comportements à fonction expressive intervenant dans les rapports sociaux. Le picorage au sol des phasianidés est un moyen d'attirer et de regrouper les poussins; ritualisé, il devient pour le coq un moyen symbolique d'attraction de la poule. La quémande* alimentaire du jeune et l'offrande* alimentaire de l'adulte au jeune deviennent par ritualisation* des éléments de la parade nuptiale servant à sceller la formation du couple et à maintenir sa cohésion. Le transfert de nourriture, comme la trophallaxie des insectes sociaux, est un moyen de reconnaissance de l'appartenance au groupe et du maintien de son identité et de sa cohésion.

ALTRUISME

Un comportement est dit altruiste lorsqu'il ne profite pas directement à celui qui l'émet, lui apporte certains désagréments ou lui fait courir des risques, alors qu'il bénéficie à des partenaires, pairs, compagnons et membres du groupe ou de la communauté : une mère se sacrifie pour son petit; les ouvrières stériles de la ruche se sacrifient pour leur reine; un geai sexuellement mûr diffère sa propre nidification pour aider à l'élevage d'une autre nichée; la marmotte qui aperçoit l'aigle et lance un cri d'alarme avertit ses congénères qui se mettent à l'abri mais attire sur elle l'attention du prédateur. L'altruisme est à l'opposé de l'égoïsme. L'un et l'autre ne sont cependant pas absolus : la défense du petit est d'autant plus virulente qu'il est proche de l'émancipation; au début de la couvaison, la mère est plus discrète; l'engagement maternel dans un comportement de défense à risque personnel est d'autant plus important qu'elle a déjà beaucoup investi dans la couvaison et l'élevage, ce qui peut être qualifié d'égoïsme. Pareillement, l'aidant - geai ou accenteur - qui retarde sa nidification

acquiert l'expérience qui lui sera ultérieurement profitable. Les éthologistes s'efforcent de définir ces notions en évitant toute référence à l'intention, l'émotion ou la conscience, et en ne les jugeant qu'à leurs effets, pour l'émetteur comme pour le bénéficiaire. Au sens strict, l'altruisme diminue les chances de survie du premier et augmente celles du second. Mais il n'est pas facile d'évaluer les coûts et bénéfiques, ni de déterminer si, à moyen et à long termes, les avantages ne sont pas réciproques, auquel cas il y a plutôt mutualisme ou symbiose. En tout état de cause, les cas de plus en plus nombreux d'altruisme répertoriés par les naturalistes révèlent un monde bien différent de celui que voient les écologistes* (voir aussi écoéthologie), où il n'est question que de compétiteurs, et paraît en contradiction avec les théories darwiniennes de la sélection naturelle, où triomphe, survit et se reproduit celui qui est le plus adapté. Les sociobiologistes* ont tenté de concilier l'altruisme et la théorie darwinienne en soulignant que l'animal altruiste est souvent étroitement apparenté au bénéficiaire : la mère et son petit; l'ouvrière dans la ruche, qui est soeur ou demi-soeur de la reine, et cousine des larves qu'elle soigne et protège et qu'a produit cette dernière; le geai, l'accenteur et la marmotte, qui aident ou avertissent. Le comportement altruiste aurait ainsi pour effet de contribuer au succès de la diffusion des caractéristiques génétiques que partagent les membres de cette parentèle.

AMASSEMENT

Aux époques de l'année - l'automne généralement - correspondant à la production, en quantités dépassant les possibilités de consommation immédiate, d'aliments capables de se conserver durablement (fruits secs, glands, graines), certains oiseaux (geais, corneilles, pics, mésanges et sittelles) et maints rongeurs (hamsters, marmottes, écureuils, tamias) développent une intense activité locomotrice et exploratoire* et récoltent, transportent et amassent, dans des caches dispersées ou concentrées, dans des gîtes, nids ou tanières d'importantes réserves de nourriture. Celles-ci sont exploitées progressivement pendant les périodes de disette. Les oiseaux font preuve d'une remarquable mémoire pour retrouver et

exploiter la plupart de leurs caches; pour le reste, ils contribuent à la régénération des forêts. Les hibernants se réveillent de temps à autre pour grignoter leurs réserves. L'amasement est un comportement saisonnier sous-tendu par un rythme endogène. Les massacres que certains carnivores, les mustélidés en particulier (fouines, belettes, hermines et putois) font de proies exceptionnellement abondantes et accessibles (rongeurs, volaille) qu'ils entassent et exploitent ensuite graduellement, relèvent du même caractère opportuniste

ANTAGONISTE

En anatomophysiologie, s'applique à des structures ou à des processus en opposition fonctionnelle : sont dits antagonistes; les muscles fléchisseurs et extenseurs d'une même articulation; des hormones aux effets contraires comme le glucagon et l'insuline, responsables respectivement de la glycogénolyse et de la glycogénosynthèse, des voies nerveuses dont les effets s'annulent.

Le comportement comprend de nombreux éléments antagonistes, spécialement dans les situations d'opposition d'intérêt interspécifique, entre un prédateur* et sa proie par exemple, ou de rivalité intraspécifique, entre deux animaux territoriaux à leur frontière commune notamment : l'agressivité et la peur, l'attaque et la fuite sont rarement pures. L'animal peut passer insensiblement de l'une à l'autre. La proie poursuivie fait face au dernier moment et se défend avec acharnement. En stimulant électriquement un centre intracérébral d'une poule, von HOLST a suscité chez celle-ci, en face d'un putois empaillé, une réaction d'attaque d'abord, qui s'est muée en une réaction de fuite lorsque la stimulation persistait. A leur frontière commune, deux animaux territoriaux face à face exhibent un jeu subtil d'attitudes ambivalentes où un oeil exercé reconnaît l'alternance ou la combinaison d'éléments d'approche et d'évitement, d'attaque et de fuite, par lesquels chaque acteur renseigne à chaque instant l'opposant sur ses dispositions mitigées ou déterminées (voir aussi déplacement). Le processus de ritualisation* peut se saisir de certaines valeurs de ces

situations composites ou de compromis pour leur valeur expressive particulière.

BIOTOPE

Lieu de vie. Terme usité en écologie* pour désigner un espace bien délimité (une touffe d'herbes, une mare, le dessous d'une pierre, une cavité dans un tronc d'arbre, une anfractuosité dans la roche, un dépôt de sédiment...) réunissant de manière homogène des caractéristiques physiques et chimiques stables permettant l'installation temporaire ou permanente, la survie et l'épanouissement des communautés biologiques qui y sont adaptées et inféodées. Ce terme, qui contient explicitement les notions de stabilité et d'homogénéité, de localisation et de délimitation précises, est plus aisément concevable et applicable aux organismes inférieurs - insectes, vers - qu'aux organismes supérieurs - poissons, oiseaux, mammifères - chez qui il est souvent abusivement substitué à habitat*.

CAMOUFLAGE

Le camouflage s'inscrit dans le registre du comportement de prédation* et d'antiprédation. Il est le fait du prédateur* qui se dissimule pour surprendre sa proie, ou de celle-ci qui cherche à échapper à celui-là. Il se fonde sur l'immobilité ainsi que sur la similitude de forme et de coloration entre l'animal et le milieu où il se fond : phasmes et sauterelles mimant brindilles et feuilles, poissons plats s'intégrant aux fonds sableux. Le camouflage peut être incompatible avec d'autres activités essentielles, comme la recherche de nourriture ou d'un partenaire. Ses contraintes peuvent être limitées dans le temps par le fait que les colorations des reptiles et des poissons sont labiles et peuvent changer selon les circonstances et les lieux. Quant aux oiseaux, mammifères et papillons, ils déploient des formes, structures et colorations cryptiques au repos et en état d'alarme, et n'exhibent qu'occasionnellement et opportunément les signaux (voir déclencheur) sexuels ou sociaux.

CAPTURE

La capture est la conclusion du comportement de prédation* et aboutit, la plupart du temps, à la mise à mort et à la consommation de la proie. Si la phase exploratoire* du comportement de prédation, motivé par la faim, est souple et modulable, la phase finale de capture est stéréotypée et étroitement programmée; l'animal en chasse repère et isole une proie, s'en rapproche ou la poursuit, ajustant son comportement aux circonstances; dès que, ayant évalué la distance et l'orientation de la proie, il se lance dans l'acte final, la capture se réalise en une séquence intangible de mouvements, indépendante des informations sensorielles et changements de situation ultérieurs, et en vérité si rapide qu'elle laisse peu d'échappatoires. Au laboratoire, les poulpes et les seiches ne modifient pas leur mouvement de capture si, une fois celui-ci lancé, on éteint la lumière, et ils ne ratent pas leur coup. Les caméléons, grenouilles et larves de libellules anticipent le déplacement de leur proie en lançant leur langue ou pièce buccale un peu en avant de celle-ci. Pareillement, la seiche lance ses attaques à côté d'un crabe, anticipant la direction la plus probable du déplacement d'évitement de ce dernier. La course en zigzag des lièvres et des petites antilopes a pour objet de dérouter le poursuivant qui, de son côté, effectue des attaques simulées pour tromper la proie sur la direction de l'attaque réelle. Les carnivores - lions, hyènes, lycaons, loups - effectuent des chasses en groupe, donnant l'image d'une concertation, avec répartition des rôles en rabatteurs, poursuiveurs et tueurs.

CINESE

Mouvements d'orientation d'un animal par modification des paramètres - vitesse et direction - de son activité locomotrice, en réponse à un changement d'intensité d'une stimulation, sans indication directionnelle précise. En cas d'accélération en ligne droite du mouvement, on parle d'*orthocinèse*; si l'animal change plus radicalement et plus souvent de cap, on parle de *clinocinèse*. La combinaison de l'une et de l'autre amène finalement l'animal en une position particulière par rapport au champ stimulant. Comme

pour les tropismes* et taxies*, un préfixe renseigne sur la nature de la stimulation.

COMMENSALISME

Le commensalisme désigne une forme particulière d'association entre des êtres vivants d'espèces différentes, où le commensal tire profit de l'association sans que celle-ci ne profite ou ne nuise en rien à l'hôte. Le commensal peut bénéficier de l'abri qu'offre l'hôte, de la zone de protection qu'il assure, des débris de nourriture qu'il abandonne. Lorsqu'un animal, à force de harcèlement, en contraignant un autre à lui abandonner sa prise, on parle de *cleptobiose*, qui est une forme particulière de parasitisme*. Il est des cas où il est parfois difficile d'affirmer qu'il n'y a aucune forme de profit mutuel (mutualisme); si le commensal en effet apporte le moindre avantage à l'hôte, par exemple en détectant le premier un prédateur, l'association devient une symbiose. Cette dernière peut être tellement étroite qu'elle en devient obligatoire, et entraîne une coévolution des partenaires, comme c'est le cas de certaines fleurs et des insectes indispensables à leur pollinisation.

CONSOMMATOIRE

Se dit d'un acte situé en position terminale d'une séquence et aboutissant à la satisfaction d'un besoin. Dérive d'une analogie avec le comportement alimentaire : un animal affamé est mis en *appétit* et se lance à la recherche de nourriture, dans une séquence exploratoire* très générale d'abord et de plus en plus précise au fur et à mesure que des stimuli précis le guident vers l'aliment; c'est la phase d'*appétence*; l'identification de la proie ou de la nourriture, l'évaluation de la distance et de l'orientation de celles-ci déterminent le prélèvement et la capture*; la *consommation* (mastication et déglutition) apaise l'appétit, supprime le besoin et suspend momentanément le comportement de recherche alimentaire. Par extension, l'acte *consommatoire* conclut une quelconque séquence amorcée par un besoin déterminé et apaise momentanément celui-ci. Dans le registre du comportement sexuel, la copulation termine la parfois longue séquence de recherche, de

séduction et de synchronisation du partenaire. L'acte consommatoire se caractérise par sa simplicité et sa stéréotypie et est déclenché par des stimuli très spécifiques.

CONTAGION

Phénomène fréquent chez les animaux sociaux, appelé aussi panurgisme ou induction allomimétique, par lequel une action initiée par un sujet s'étend à l'ensemble du groupe. Au sein des grands rassemblements - troupeaux, vols, bancs, nuées, essaims - où il est impossible à chacun de connaître tous les autres, il assure la cohésion de l'ensemble et la synchronisation des activités de la foule : envol ou fuite devant un prédateur détecté par un seul membre du groupe; départ vers un point éloigné mais essentiel du domaine vital - abreuvoir isolé dans le désert par exemple - qui ne sera plus visité avant longtemps. Chaque sujet a intérêt à s'aligner immédiatement sur les autres.

La contagion est nettement distincte de l'imitation, qui peut impliquer l'apprentissage d'une nouvelle conduite ou association, et de la facilitation sociale, qui avance ou accélère l'exécution d'une action à laquelle les répondants étaient de toute façon disposés. Elle est différente aussi de la stimulation sociale, où chacun exerce sur les autres une action favorisant leur maturation physiologique et comportementale et par là, fait évoluer chacun en particulier et le groupe dans son ensemble vers des types plus élaborés du comportement. La contagion implique que l'initiateur place tous les autres dans une disposition nouvelle pour l'heure, mais partie du répertoire comportemental banal du moment.

CRI

Production vocale simple, composée d'une ou de quelques syllabes ou notes seulement, ce qui la distingue du chant, plus long et varié. L'étude des cris et des chants - notamment l'inventaire du répertoire, la structure et la fonction de chacun - a bénéficié de l'apparition des moyens d'enregistrement et de retransmission. C'est un domaine aussi où on a pu relier de manière précise les noyaux cérébraux responsables de

l'émission sonore, la production de celle-ci par l'appareil phonatoire, ainsi que sa signification fonctionnelle. En général, chaque cri - d'appel, de contact, de détresse, d'alarme, de quémante - peut être relié à une fonction différente. GUYOMARCH a montré qu'en fonction des changements de motivation du poussin, un cri peut se transformer progressivement en un autre, de signification et de structure différente, par une série d'intermédiaires, exemples d'ambivalences successives et de comportements composites. La distinction structurelle et fonctionnelle entre cri et chant n'est pas absolue ni aisée : le cri disyllabique d'une rainette a la même double fonction que le chant des passereaux : une note attire la femelle, l'autre repousse les rivaux. Et certains chants ne sont que la répétition monotone de quelques notes.

DANSE

Von FRISCH a découvert et LINDAUER a précisé la signification des danses que les abeilles mellifères exécutent sur les rayons verticaux de leur ruche, et par lesquelles elles informent leurs compagnes de la nature, de la distance et de la direction où se trouve une source de nourriture nouvellement découverte. Ces danses constituent une forme de langage dans la mesure où elles reposent partiellement sur l'utilisation de symboles. Au retour de son exploration fructueuse, la butineuse, chargée de senteurs floraux emprisonnées dans ses poils, signale par une danse circulaire une abondante source de provende à moins de 25 m : elle tourne sur elle-même à l'emplacement d'une cellule, puis parcourt un arc qui en couvre six, revient sur ses pas, boucle un cercle complet, recommence; elle attire ainsi ses compagnes, qui sont renseignées sur la nature de la provende à exploiter par les senteurs perçues par des attouchements antennaires. Si la nourriture se trouve à plus de cent mètres, la butineuse effectue une valse ou danse frétilante qui s'est révélée précise et efficace jusqu'à 11 km : elle fait un court trajet rectiligne vers le haut si la nourriture est dans la direction du soleil, vers le bas si elle est dans la direction opposée, puis revient à son point de départ par une boucle, alternativement à droite et à gauche; l'information précise quant à la direction est fournie par la

transcription par rapport à la verticale, fournie par la pesanteur, de l'angle que forme la direction de la ruche à la nourriture par rapport à la projection horizontale de la direction du soleil; la distance est évaluée par la rapidité du trajet rectiligne accompagné de frétillements latéraux de l'abdomen : plus la provende est éloignée, plus le rythme est lent. Entre 25 et 100 m, l'abeille effectue une danse en croissant, sorte d'aller et retour sur un arc dont la concavité par rapport à la verticale donne la direction à la nourriture par rapport au soleil. Ces danses peuvent persister pendant plusieurs heures, dans l'obscurité de la ruche. L'abeille se révèle capable, grâce à son rythme circadien conférant un sens de l'heure, de compenser l'information quant à la direction en tenant compte du déplacement estimé du soleil dans le ciel. La reine avant un vol nuptial, les ouvrières avant un essaimage effectuent de plus une danse vibrante, non encore entièrement élucidée, faite de mouvements verticaux de l'extrémité de l'abdomen.

FRISCH K. von (1965). *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg, 578 p.

FRISCH K. von und LINDAUER M. (1954) : *Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen*. *Naturwiss.* **41** : 245-253.

DECLENCHEUR

La méthode des leurres* (TINBERGEN, 1953) a démontré la spécificité de la liaison, garantie par un mécanisme de déclenchement* MD, entre une réponse déterminée et une combinaison particulière de stimuli-clés. Dans le cas d'un prédateur à la recherche d'une proie et dont l'attaque est déclenchée par une combinaison de stimuli dont est porteuse cette dernière, et dont il possède une perception sélective innée ou acquise (MID ou MAD), l'intérêt du premier est d'affiner sa perception, l'intérêt de la seconde est de masquer ou de brouiller ses stimuli; les intérêts sont contradictoires. Dans les cas par contre où, dans les relations sociales, de reproduction ou dans les relations de symbiose, les intérêts sont partagés, la sélection va favoriser à la fois le perfectionnement du pouvoir déclencheur de la combinaison-clé et affiner la perception sélective du mécanisme filtreur, le méca-

nisme inné de déclenchement. Dans la conception éthologique, les déclencheurs sont ainsi des structures morphologiques (miroirs alaires, patrons colorés, huppés et crêtes) ou comportementales (présentation gestuelle, production sonore, émission de phéromones) adaptées à la fonction d'activer les mécanismes innés de déclenchement. Les mimes qui pratiquent le parasitisme* de reproduction et le parasitisme social (coléoptères myrmécophiles, veuves parasites, coucous, *Aspidontus*) ont développé des déclencheurs très semblables à ceux de leur hôte et détournent à leur profit les réponses normales de ceux-ci.

TINBERGEN N. (1953). *L'Etude de l'Instinct*. Payot, Paris.

DEFENSIF

Le comportement défensif englobe toutes les conduites visant à tromper ou dissuader l'attaque d'un ennemi ou d'un rival. Il peut être passif, l'animal recherchant la sécurité dans l'immobilité, le camouflage* et l'homochromie*, formes et couleurs se fondant dans l'arrière-plan. L'animal peut aussi se joindre à un vaste regroupement de congénères, dont les orientations toutes identiques et les évolutions synchrones créent un effet de confusion rendant malaisé par le prédateur le choix et l'isolement d'une victime. De tels rassemblements peuvent d'ailleurs passer à l'attaque défensive, rameuter* les congénères et harceler le prédateur, le forçant à quitter les lieux. Une proie potentielle, comme une antilope dans une savane ou une steppe dégagée, et qui a repéré un prédateur, peut aussi, au lieu de se dissimuler, s'exhiber, sauter sur place, pousser des cris, déployer des structures et patrons colorés; ces signaux s'adressent aussi bien aux congénères, qui sont avertis du danger (voir altruisme) qu'au prédateur, qui est informé que l'effet de surprise escompté est déjoué. Le comportement défensif, comme différentes nuances de menaces, ou des comportements de soumission*, s'inscrit aussi dans le registre des interactions agonistiques entre partenaires sociaux; il renseigne sur les dispositions de l'agoniste* et inhibe l'attaque de l'antagoniste*. Les contestations aux frontières territoriales se règlent par un jeu de menaces offensives et défensives. Un

animal sur le point de rompre un engagement, comme un coq de bruyère, ménage sa retraite par une dernière menace. Nombre de ces comportements à haute valeur expressive ont été cristallisés par ritualisation*.

DEPLACEMENT (Activités de)

Conduites survenant en dehors de la séquence dont elles font normalement partie et en dehors du contexte où elles sont attendues. Elles surgissent le plus souvent dans des situations conflictuelles et y paraissent aberrantes. Elles ne semblent pas y remplir de fonction immédiate, si ce n'est d'apaiser l'animal. Ainsi lorsque, deux animaux étant confrontés à leur frontière territoriale, la situation stimulante éveille deux dispositions contradictoires - attaquer ou fuir - les antagonistes se livrent à un jeu subtil de réponses mêlées où se reconnaissent les composantes plus ou moins accusées des comportements d'attaque et de fuite; toutefois, si la situation stimulante évoque avec la même force les deux dispositions contradictoires, celles-ci, au lieu de se mêler, se freinent, s'inhibent et c'est une autre conduite qui surgit : au lieu d'attaquer ou de fuir, deux coqs picorent au sol, deux avocettes prennent l'attitude du sommeil, deux étourneaux se toilettent. Ces conduites, qui appartiennent le plus souvent aux registres les plus fréquemment utilisés du répertoire comportemental de l'animal - nourrissage, toilettage, manipulation de matériaux - surviennent à la place des autres. KORTLAND (1940) et TINBERGEN (1940) les avaient découvertes indépendamment l'un de l'autre et les avaient appelées activités de substitution. Les contextes dans lesquelles elles peuvent encore survenir sont : la brusque interruption d'une activité en cours; la disparition ou l'absence des stimuli nécessaires à une activité amorcée. Dans une première interprétation, TINBERGEN postulait que l'énergie qui ne peut se libérer par aucune des deux voies activées avec une force égale se redistribue, via un centre supérieur les tenant l'une et l'autre sous son contrôle, vers une troisième voie. Dans cette conception, l'activité de substitution ne résulte pas de sa propre activation; elle provient de la décharge par une voie de redistribution inattendue des influx activés

puis bloqués ailleurs. Pour VAN IERSEL et BOL, l'activité de substitution survient lorsque deux systèmes activés avec une force rigoureusement égale se freinent à un point tel que leur action freinante sur un troisième système diminue, et permet, par désinhibition, l'expression des comportements que contrôle ce dernier, et dont la libération dépend dès lors aussi de son propre seuil de réponse et de la présence éventuelle des stimuli adéquats dans le milieu : deux coqs affamés effectuent plus volontiers des substitutions de picorage; deux coqs repus le font plus facilement en présence de grains.. La fréquence d'expression de telle ou telle réponse de substitution, à laquelle on préfère aujourd'hui donner le nom d'activité de déplacement, peut ainsi être augmentée par manipulation des situations interne et externe relatives à cette troisième voie. Si elles paraissent aberrantes et sans objet, il n'en est pas moins vrai que les activités de déplacement renseignent l'antagoniste* sur les dispositions de l'exécutant : il n'est disposé ni à fuir ni à attaquer. En raison de la valeur de l'information véhiculée, la sélection a retenu certaines de ces activités de substitution et les a intégrées par ritualisation* dans des parades* à fonction de communication sociale ou sexuelle.

DISPLAY

L'intrusion de ce terme en français et en allemand est due au rôle qu'ont joué les ornithologues britanniques (HUXLEY, 1914; ARMSTRONG, 1947) dans l'étude et la popularisation du *Bird display*, des parades des oiseaux. Le terme s'applique à toutes les manifestations gestuelles et vocales organisées en cérémonies et intervenant dans les interactions sociales chez les animaux; il s'applique aussi bien au registre agonistique* qu'au registre sexuel. Il n'y a pas lieu de le privilégier, car il est rigoureusement synonyme de parade*, au sens d'affichage et d'exhibition.

E.A. ARMSTRONG (1947). *Bird display and Behaviour*. Cambridge.

J.S. HUXLEY (1914). *The Courtship of the Great Crested Grebe*. Proc. Zool. Soc. London.

DISTANCE

HEDIGER a attiré l'attention sur le fait qu'un animal maintient toujours vis-à-vis d'un ennemi ou d'un prédateur potentiel une distance à la limite de laquelle il s'écarte ou prend la fuite. Cette distance varie selon les espèces et en fonction de l'expérience que le sujet a de l'objet de sa crainte; elle peut être très réduite dans les réserves où les animaux ne sont pas chassés, et tomber à zéro dans les zoos.

La distance interindividuelle est une notion qui s'applique aux relations intraspécifiques; chez les vertébrés, spécialement chez la plupart des oiseaux et chez maints mammifères, un individu maintient autour de lui une zone de sécurité en deçà de laquelle l'approche d'un congénère provoque une réaction de menace défensive ou d'évitement. Les alignements réguliers des sansonnets ou des hirondelles sur les fils en sont une spectaculaire illustration. Cette distance interindividuelle varie selon les sexes - elle est plus grande pour un mâle que pour une femelle, chez le pinson par exemple - et selon les saisons : en période de reproduction, l'intolérance intraspécifique augmente et l'agressivité territoriale du moment en fixe les limites. Lors du nécessaire rapprochement entre les partenaires pour la copulation, chacun, mâle et femelle, doit éliminer par des parades, qui son agressivité, qui ses craintes. Des mouvements post-copulatoires défoulent ensuite la tension née du bref rapprochement en deçà de la distance interindividuelle. De nombreux invertébrés, certains poissons et des mammifères (rongeurs, porcins) ne présentent pas ce comportement de distance et multiplient au contraire les contacts corporels (animaux de contact versus animaux de distance).

DOMINANCE

En éthologie*, dominance se réfère à la situation privilégiée que s'arrogue par rapport aux individus dominés (voir soumission*) un animal de rang élevé dans une hiérarchie* sociale. Dans une hiérarchie linéaire, l'animal α du niveau le plus élevé domine tous les autres, alors que l'individu inférieur ω n'en domine aucun. Dans la hiérarchie triangulaire, α

domine β qui domine γ qui peut dominer α . La dominance s'installe par de brèves interactions interindividuelles de menace-évitement, non dommageables pour le dominé car hautement ritualisées*. La dominance confère des avantages : primauté d'accès à la nourriture et au gîte de repos; primauté, voire monopole, d'accès aux femelles fécondes. Elle comporte des responsabilités : conduite du groupe, défense contre les prédateurs. Aussi, à la notion de dominance, préfère-t-on associer aujourd'hui celle de fonction plutôt que celle de supériorité. La position dominante doit être défendue par des attitudes symboliques vis-à-vis des membres du groupe au sein duquel l'évolution et les changements de statut s'opèrent généralement en douceur. La tension est plus forte en cas de contestation ou d'éviction, après maladie ou blessure, du dominant ou de son remplacement après sa mort. Les relations de dominance sont complexes, dans la mesure où, dans les sociétés de singes par exemple, les liens filiaux et de parenté se maintiennent et où le statut du jeune est influencé par la position hiérarchique de sa mère et par l'intérêt que le dominant porte à celle-ci. Des clans liés à la parenté et des coalitions se forment. La position de chacun dépend ainsi de sa naissance, de sa force, de sa personnalité et de son histoire personnelle au cours de sa socialisation.

ECHOLOCATION

L'écholocalisation ou écholocalisation est un système d'orientation où l'animal produit par impulsion des séries d'ultrasons, hors de portée de l'oreille humaine, et dont les échos lui sont renvoyés par les obstacles ou les parois, le temps séparant l'émission et le retour fournissant l'évaluation de la distance. Chez les chauves-souris, qui ont fait l'objet des premières investigations poussées, et qui se faufilent tantôt entre les stalactites, tantôt entre les branches, et chassent de nuit les insectes, les très hautes fréquences produites (20.000 Hz) permettent la discrimination d'objets de petite taille. Le larynx, la bouche et le nez, les oreilles participent au système émetteur-récepteur. L'écholocalisation est étudiée aussi chez les dauphins et a été découverte chez des martinets tropicaux nichant dans des grottes obscures.

ECLAIREUSE

Lorsque, chez les abeilles mellifères, la reine quitte la ruche, entraînant à sa suite la moitié environ des ouvrières pour fonder une nouvelle colonie, l'essaim se fixe en un lieu d'attente. Des éclaireuses s'en détachent et partent explorer les environs à la recherche d'un site convenant à une installation durable. Revenue à l'essaim, elles s'efforcent d'entraîner celui-ci vers le site choisi

ECOETHOLOGIE

Domaine de rencontre entre l'écologie* et l'éthologie*, deux branches encore jeunes de la biologie dont on éprouve parfois des difficultés à circonscrire la spécificité et l'objet propres. L'écologie, science des relations entre les organismes et leur environnement, situe son enquête au niveau des populations, des communautés et des biocénoses; elle se préoccupe de flux d'énergie, d'échanges de matière, de productivité des écosystèmes*; elle s'apparente à l'économie et à la démographie. L'éthologie, science du comportement, étudie les moyens par lesquels l'animal résout les problèmes que lui pose son environnement vivant ou inanimé; elle situe son enquête au niveau de l'individu, de l'unité familiale, du groupe social; elle se préoccupe de comportement alimentaire, de rapprochement des partenaires sexuels, de soins parentaux, d'échanges d'information; elle s'apparente à la psychologie et à la sociologie. Ecologie et éthologie se sont développées indépendamment l'une de l'autre, parfois en s'ignorant ostensiblement, souvent même en rivaux. Pourtant, elles ne se conçoivent pas l'une sans l'autre. Et l'écoéthologie est leur domaine de recouvrement.

Les premiers éthologistes objectivistes (HEINROTH, LORENZ) étudiaient le comportement pour lui-même, chez des animaux captifs ou acclimatés; cela les a conduits parfois à qualifier d'aberrants ou de gratuits des comportements dont la signification ne pouvait apparaître qu'à la condition de s'exprimer dans le milieu naturel de l'animal. Car le comportement, objet de l'éthologie, qu'il soit inné* ou acquis, c'est-à-dire qu'il soit le fruit d'un

processus phylogénétique ou d'un processus ontogénétique d'adaptation, est le résultat d'une interaction historique ou actuelle entre l'animal et son milieu; il a été et est façonné par le milieu; il s'exprime le mieux dans un milieu donné; on ne peut l'étudier et le comprendre sans faire référence au milieu !

Les écologistes des populations considèrent celles-ci comme des sommes de consommateurs ou de reproducteurs anonymes; ils ne s'intéressent qu'aux masses et aux données accumulées pouvant être traitées statistiquement; ils négligent les études de cas observés cliniquement. Pourtant, les individus ne sont pas interchangeables; ils ont chacun leur histoire personnelle, leurs aptitudes, leur personnalité; ce sont les individus qui sont porteurs d'inventivité, de créativité, d'innovation (voir outil, protoculture), qui sont capables d'imitation et sont susceptibles d'infléchir le succès d'une communauté, l'économie d'un écosystème; c'est la coopération plus que la compétition qui détermine le succès d'un groupe social. Le fonctionnement d'un écosystème ne peut se comprendre sans savoir qui fait quoi et comment il le fait !(voir altruisme).

Plusieurs disciplines rendent compte de ce besoin nouveau d'explorer les frontières entre l'écologie et l'éthologie et d'intégrer davantage les deux disciplines. L'écologie comportementale se concentre très précisément sur le rôle et l'influence du comportement dans l'économie et le succès des groupes et populations. La sociobiologie* et la socioécologie se préoccupent du niveau d'intégration intermédiaire entre l'individu et la population : le groupe social. La première privilégie les déterminants génétiques et l'adaptation phylogénétique des structures sociales; la seconde insiste sur la dimension ontogénétique d'une structuration des sociétés en interaction continue avec le milieu.

E.O. WILSON (1975) : Sociobiology : the new synthesis. Cambridge, Mass
J.Y. GAUTIER : Socioécologie : l'animal social et son univers. Coll. Bios, Privat, Toulouse, 1982.
J.Y. GAUTIER, J.-C. LEFEUVRE, G. RICHARD, P. TREHEN : Eco-Ethologie. Coll. Ecologie 11, Masson, Paris, 166 p., 1978.

ÉCOLOGIE

Branche de la biologie étudiant les lois régissant les relations entre les organismes et leur environnement biotique (vivant) et abiotique (inanimé). La synécologie étudie les relations (compétition, mutualisme, coévolution) entre des partenaires ou des ensembles : communautés et biocénoses; la démécologie étudie les conditions de développement, renouvellement, fluctuation des populations (biologie des populations, dynamique des populations); l'autécologie, idéalement centrée sur le laboratoire, a pour objet de déterminer, en les faisant varier systématiquement, les caractéristiques du milieu permettant le meilleur épanouissement d'une espèce, et donc ses préférences écologiques, aux différents stades de son développement; l'écosystémologie (voir écosystème*), discipline dérivée de la systémologie et née de l'irruption de l'écologie dans les préoccupations humaines, s'efforce d'établir des prévisions et de définir des principes de gestion de l'environnement

ÉCOSYSTÈME

Système écologique. Système fonctionnel formé par toutes les communautés biologiques (biocénoses) d'une aire donnée et leur environnement physique. Sa composante biotique comprend des végétaux producteurs (synthèse chlorophyllienne fixant l'énergie lumineuse dans les liaisons chimiques des molécules organiques produites à partir de matériaux inorganiques), des animaux consommateurs (phytophages et prédateurs), des organismes décomposeurs et réducteurs (saprophytes, nécrophages et coprophages, champignons et bactéries) recyclant les déchets et les cadavres. Sa composition abiotique est constituée du climat et des sols. Les relations entre les organismes et leur environnement sont régies par un flux de matière et d'énergie et établissent la dépendance absolue de tous les organismes par rapport aux seuls végétaux producteurs ainsi que le rôle essentiel des recycleurs. Deux lois fondamentales se déduisent des relations de dépendance entre producteurs et consommateurs et de leur organisation en chaînes ou réseaux alimentaires, et du fait qu'à chaque niveau de ceux-ci tout être dissipe

pour ses dépenses d'entretien et ses activités une partie de ce qu'il a produit ou consommé : le long d'une chaîne alimentaire, l'énergie se dissipe et la masse vivante (la biomasse) diminue.

Un écosystème se définit moins par rapport à l'espace occupé que par ses principes d'organisation et de fonctionnement; ce peut être un simple crachat, une mare, un océan; une plante en pot, un potager, une forêt. Les écosystèmes géographiquement les mieux définis sont les biomes, englobant les communautés biologiques vivant dans une aire climatique définie : toundra, océan glacial, zone tempérée à forêt caducifoliée, forêt de montagne tropicale... L'écosystème global, à l'échelle de la planète, est la biosphère, comportant tous les vivants et la partie de la terre influençant la vie et influencée par elle. La terre, telle que nous la connaissons dans la composition de son atmosphère, des eaux, des sols, est le résultat de plus de trois milliards d'années d'interactions avec la vie depuis l'apparition de celle-ci.

Les écosystèmes naturels peuvent être vus comme des machines d'éléments intégrés et interdépendants assurant la fixation et la circulation d'énergie la meilleure, compte tenu de leur composition et des caractéristiques des lieux. Les écologistes (voir écologie *) s'efforcent d'en déterminer la productivité. En les transformant, les agronomes essaient d'améliorer celle-ci, souvent hélas au prix de leur diversité, de leur stabilité et de leur durabilité.

EMPREINTE

Il est bien connu qu'un caneton qui a été couvé par une poule la suit dès l'éclosion comme il suivrait sa mère et réserve ultérieurement aux gallinacés ses conduites sociales et sexuelles. SPALDING (1840-1875) fut le premier à y voir un processus précoce et radical d'apprentissage des caractéristiques des partenaires sociaux. LORENZ (1935) et HESS (1973) précisèrent les particularités et conditions d'installation du phénomène (voir imprégnation). Ainsi, peu après l'éclosion, un oiseau nidifuge naïf reçoit et mémorise durablement au cours d'une phase sensible de son développement, idéalement entre la

13^e et la 16^e heure, l'empreinte de l'être - sa mère ou un objet de substitution (empreinte maternelle ou empreinte sur un objet aberrant) - auquel il est exposé en premier au cours d'une brève période critique (quelques minutes). Il réserve ultérieurement à l'objet d'empreinte sa réponse filiale de suite. Pour LORENZ, cette fixation sur l'objet de la première exposition est définitive, exclusive, irréversible, et orientera toutes les réponses filiales, sexuelles et sociales. Une confusion est née de ce que LORENZ fut successivement pour ses animaux d'expérience un substitut maternel, un compagnon, un partenaire. Or, si la réponse filiale de suite s'éteint après quelques semaines, un nouveau processus de sensibilisation à des stimuli nouveaux pour un autre registre de réponses s'installe au sein du groupe de pairs, où le sujet reçoit l'empreinte du compagnon d'élevage qui orientera plus tard ses réponses sexuelles (empreinte sexuelle). L'empreinte porte sur des caractéristiques supra-individuelles : l'animal généralise ses réponses à tous les objets de la classe de l'objet d'empreinte. Les caractères d'exclusivité et d'irréversibilité de l'empreinte ont été récemment tempérés : les phases sensibles ne sont pas aussi rigoureusement délimitées dans le temps mais, une fois l'empreinte acquise à une période idéale, une nouvelle empreinte ne peut s'y substituer. Cependant, un sujet privé durablement de contacts avec des représentants de l'objet d'empreinte peut, à la longue, reporter ses conduites sur un autre; dans ce cas pourtant, la préférence reste acquise à l'objet d'empreinte. Les caractéristiques du phénomène qui demeurent sont donc : la primauté de la première expérience et l'irréversibilité de la préférence.

En plus de l'empreinte maternelle et de l'empreinte sexuelle, certains auteurs étendent la notion d'empreinte à l'imprégnation au chant de l'espèce (empreinte vocale), à l'habitat d'élevage (empreinte sur l'habitat), à l'alimentation (empreinte alimentaire).

LORENZ K. (1935) : Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Orn.* 83 : 137-413.

HESS E.H. (1973) : Imprinting. Early Experience and the Developmental Psychology of Attachment. Van Nostrand Reinhold Co, New York.

EPIGENESE

L'épigenèse est un concept dynamique de la biologie, désignant toutes les étapes de la complexification d'un organisme à partir de sa conception, et selon lequel chaque stade découle du précédent et détermine le suivant, dans une interaction globale permanente avec le milieu. A sa conception, un individu en son oeuf, c'est une certaine quantité de réserves nutritives, d'outils moléculaires et cellulaires universels, et un programme génétique unique et particulier dans les limites de variation de l'espèce. Dès les premières divisions, le décodage commence : le programme génétique est répliqué et s'exprime par parties dans les différentes cellules; celles-ci se différencient, les feuillettes se forment et se mettent en place, les tissus et organes s'ébauchent. A chaque stade, chaque partie est fonction de ce qui l'a précédée, influence les autres, contribue à déterminer ce que sera l'étape suivante.

D'un point de vue comportemental, l'épigenèse comprend l'embryogenèse et l'éthogenèse. La naissance, l'éclosion sont ici des étapes charnières, car les interactions avec le milieu sont décuplées. Les rythmes endogènes se règlent sur ceux de l'environnement, dont les stimulations et variations contribuent à canaliser le développement des structures anatomiques, la mise en place des mécanismes physiologiques, l'affinement des compétences sensori-motrices. Chez les espèces où le comportement parental* est réduit à sa plus simple expression (voir aussi comportement de reproduction), l'organisme se débrouille dès la naissance : d'emblée, le phénotype résultant de l'épigenèse est parfaitement ajusté au milieu. Chez les espèces où le comportement parental est élaboré, ainsi que chez les espèces sociales, l'éthogenèse se continue par les interactions avec les parents, les pairs, les partenaires, les rivaux. L'inné* hérité de l'espèce n'est qu'à l'état de potentialité dans le génome de l'oeuf; les aptitudes effectives ne sont que ce qu'en fait le développement de cet organisme dans une interaction continue avec l'environnement. De plus, et compte tenu de ce qu'il est, l'organisme fait des expériences et ajuste aux acquis hérités de l'espèce et de ses parents propres ses acquis personnels. Ses erreurs et ses enri-

chissements (voir protoculture) déterminent son influence et son rôle dans le groupe et la part, directe ou indirecte, qu'il prend à la génération suivante, donc à l'évolution et au futur de l'espèce (voir sociobiologie). Inné et acquis sont complémentaires et rétroagissent donc bien l'un sur l'autre !

ESSAIMAGE

Chez les insectes sociaux, processus de formation de colonies nouvelles à partir de la colonie-mère. Chez les fourmis et les termites, la reine devenue aptère demeure dans la colonie initiale et ce sont les individus sexués ailés qui essaient. Chez les abeilles mellifères, c'est la reine qui part, entraînant à sa suite une partie des ouvrières. Le déterminisme de ce phénomène n'est pas encore totalement éclairci : il a une base génétique puisqu'il est possible de sélectionner des variétés d'abeilles qui n'essaient plus; il est déclenché par des circonstances extérieures à la ruche et par une rupture de l'équilibre interne de celle-ci : la reine, seule femelle féconde, inhibe par sa substance royale le développement des ovaires des ouvrières; quand, par suite notamment mais pas exclusivement d'une augmentation de la densité, cette substance n'atteint plus suffisamment toutes les habitantes, certaines ouvrières construisent des loges royales et élèvent des femelles fécondes. La reine-mère part alors.

ETHOGRAMME

Répertoire comportemental complet d'une espèce, à tous les stades de son développement. Sa connaissance est un préalable absolument indispensable à toute étude comparative et à toute analyse comportementale. Pourtant, l'éthogramme de l'homme est à peine ébauché. Dès 1906, JENNINGS préconisait de tels répertoires, qu'il appelait des systèmes d'action; WATSON lui-même en réalisa un qui peut servir de modèle pour les sternes ! WHITMAN, HEINROTH, LORENZ et leurs élèves payèrent d'exemple.

Etablir un éthogramme est un travail contraignant et exigeant un sens aigu de l'observation : il faut en effet inventorier, distinguer, décrire, nommer tous les

items comportementaux, gestuels ou sonores, leurs combinaisons, leurs enchaînements. La rigueur et l'objectivité des éthogrammes ont largement bénéficié des moyens modernes d'enregistrement sur pellicule cinématographique ou sur bande magnétique vidéo, qui permettent une révision, un examen image par image, et des mesures spatiales et temporelles précises; l'invention des enregistreurs portatifs et des spectrographes soniques a permis dans les années cinquante de collecter, conserver et reproduire sous forme graphique les productions sonores des animaux et d'échapper ainsi aux limitations des notations musicales et de la reproduction d'onomatopées, si habiles fussent-elles. L'étude et la reproduction des chants d'oiseaux (THORPE, MARLER) a ouvert un chapitre entièrement neuf de l'étude de la complémentarité entre l'instinct* et l'apprentissage.

ETHOLOGIE

Etude des moeurs des animaux. Dans cette acception initiale, l'éthologie trouve en France et son origine dans les travaux de C.G. LEROY (1723-1789) et son plein épanouissement dans les souvenirs entomologiques (1879-1908) de J.-H. FABRE (1823-1915), qui demeurent parmi les plus belles pages écrites sur le comportement des animaux. Le mot éthologie est utilisé explicitement pour la première fois dans la publication posthume (1854) des oeuvres d'Etienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE mais les développements qui en sont donnés recouvrent exactement ce que HAECKEL (1866) dit en Allemagne de l'écologie*! Voilà la source de la confusion originelle entre les deux disciplines (voir écoéthologie*). A la fin du 19^e siècle, le Belge Louis DOLLO définit l'éthologie dans le sens moderne de biologie du comportement. Le renouveau de l'éthologie sous cette acception émergea grâce aux travaux de chercheurs combinant la formation académique et la pratique naturaliste, simultanément aux Etats-Unis (C.O. WHITMAN), en Allemagne (O. HEINROTH, J. von UEXKULL), en Angleterre (J.S. HUXLEY) et en Autriche (K. von FRISCH et K. LORENZ). Ils réagissent en fait contre une psychologie animale alors repliée exclusivement sur le laboratoire et élaborant des théories géné-

rales à partir de faits isolés; ils prônent l'étude de la diversité des espèces, dans toute leur complexité, dans leur contexte naturel; dressant des éthogrammes*, s'appuyant sur la systématique, recourant aux méthodes éprouvées de la morphologie comparée, ils jettent les bases d'une éthologie comparative qui éclaire la phylogénèse et l'évolution des comportements. La démarche expérimentale de TINBERGEN (1907-1988) élargit le champ de l'éthologie, qui se préoccupe aussi de l'étude de la causalité des comportements, ce qui l'apparente à la physiologie, de leur caractère adaptatif ou signification biologique, ce qui débouche sur l'écologie*, enfin de leur développement chez l'individu, prolongeant jusqu'à la vie de l'adulte l'esprit des recherches embryologiques et, avec THORPE, ouvre des portes vers la psychologie de l'apprentissage. L'éthologie situe ainsi son enquête sur les quatre plans qui intéressent tous les biologistes : phylogénèse et évolution; causalités ou mécanismes; fonctions ou caractères adaptatifs; ontogénèse ou développement. A cet effet, elle fait appel à tous les acquis des différentes branches de la biologie : neurophysiologie, génétique, écologie*, systématique, endocrinologie... Le succès de l'éthologie en tant que discipline à part entière de la biologie a été sanctionné par le prix Nobel attribué en 1973 à trois de ses fondateurs : K. von FRISCH, K. LORENZ et N. TINBERGEN

J.-H. FABRE. Souvenirs entomologiques. Sciences Nat, Compiègne, Nouvelle édition 1986-1988
 W.H. THORPE. The origins and rise of ethology. Heineman, Londres et Edimbourg, 1979.
 N. TINBERGEN.
 L'étude de l'Instinct..Payot, Paris, 1953

EXPLORATOIRE (Comportement)

Le comportement exploratoire est une forme d'investigation de l'espace et des objets spécialement développée chez les vertébrés supérieurs, oiseaux et mammifères. C'est une caractéristique juvénile, mais il persiste durablement chez certains : corvidés et psittacidés, félins, rongeurs et primates. Souple, flexible, changeant, il présente de nombreuses similitudes avec les phases d'appétence. Il s'exprime toutefois en-dehors de toute stimulation des autres registres comportementaux et

apparaît sans nécessité immédiate, pendant les périodes de relâchement et de détente, où les manifestations ludiques, teintées de curiosité, abondent. Il est l'occasion de nombreuses manipulations d'objets, de combinaisons inédites, fait appel à toutes les formes d'apprentissage. Il permet à l'animal d'accumuler des expériences qui se révéleront utiles dans des contextes plus contraignants. Centrés sur des objets, ces jeux et manipulations sont appelés comportement d'investigation. On réserve plutôt l'appellation comportement explorateur ou d'exploration à l'apprentissage des relations spatio-temporelles dans le domaine vital. Cette exploration est spécialement développée au moment de l'émancipation des jeunes. La dispersion postjuvénile automnale et l'erraticisme typique de maints animaux à cette époque relèvent du comportement exploratoire. L'espèce humaine ne paraît pas utiliser au mieux les potentialités d'apprentissage qu'offrent l'hyperactivité et la disponibilité de sa jeunesse.

HABITAT

Cadre de vie d'une espèce. Terme usité en écologie* animale pour désigner l'espace géographique hétérogène rassemblant tous les milieux indispensables à la vie d'une espèce : gîtes et abris, parcours et voies d'accès ou de fuite, ressources alimentaires. Souvent confondu avec biotope*, il s'en distingue par sa plus grande étendue, sa complexité, la référence à une espèce ou à une communauté définie : la forêt de volcans est l'habitat du gorille de montagne; la savane est l'habitat des herbivores sauvages, mais la rivière ou la mare sont les biotopes refuges de l'hippopotame. Il se définit donc à la fois par rapport à la nature et l'étendue du milieu géographique et à l'aire d'action d'une espèce. S'agissant d'un individu, on distingue le domaine vital ou espace et partie de l'habitat effectivement utilisés (voir aussi territoire*).

HAREM

Le harem est une forme stable de polygynie (voir polygamie*) où un mâle s'assure le contrôle durable de plusieurs femelles, qu'il rassemble, protège des avances des mâles rivaux et féconde au

moment opportun. Des cas de harem ont été bien étudiés chez des antilopes (impalas), les zèbres, des primates (entelles, geladas, patas, babouins hamadryas et gorilles). Chez l'impala, le mâle et son harem devant sur le domaine vital le groupe de mâles célibataires, de sorte que les ressources du milieu profitent d'abord aux reproducteurs; les célibataires sont organisés en une hiérarchie* d'où sortiront les contestataires du mâle conducteur du harem. Chez les singes, en cas d'élimination du mâle fécondant, le remplaçant peut tuer les jeunes en bas âge pour libérer les mères de la lactation et restaurer à son profit leur cycle oestral.

HIBERNATION

L'hibernation est une stratégie à laquelle de nombreux animaux ont recours pour surmonter sans dommage des conditions saisonnières défavorables quant au climat et aux ressources alimentaires. Elle est fréquente chez les invertébrés comme les insectes et les mollusques, et chez les amphibiens et reptiles, animaux à sang froid dont le métabolisme est en tout temps sous la dépendance des variations de la température ambiante. On connaît quelques cas de torpeur temporaire chez des oiseaux (engoulevents, martinets, colibris) mais il s'agit d'une mise au ralenti de l'organisme pendant quelques heures du cycle journalier. La véritable hibernation, caractérisée par un sommeil profond et prolongé, une mise au ralenti du métabolisme avec ralentissement des rythmes cardiaque et respiratoire, une économie des dépenses énergétiques, une chute de la température centrale bien en-dessous de la température létale pour d'autres, est connue chez les monotrèmes et marsupiaux, des rongeurs (écureuils et tamias, hamsters et marmottes), des insectivores (hérissons) et chauves-souris. L'animal devient hyperactif à l'automne, s'aménage une cachette, y accumule des réserves alimentaires (voir amasement) et s'y confine avant l'altération du climat. Un rythme saisonnier interne règle l'involution polyglandulaire à la base de ces changements de comportement et de métabolisme. Le confinement du terrier modifie l'équilibre des gaz (pauvreté en oxygène, forte teneur en CO₂), favorable à la dormance. La température centrale du

corps peut tomber à 2°C au-dessus de zéro, au niveau de la température ambiante, constante dans le terrier. Certains animaux se réveillent pour se réhydrater et grignoter. En cas de chute excessive de la température externe, ils peuvent se réveiller et se réactiver. Des réserves de graisse brune sont toutefois indispensables pour la remise en marche de l'économie de l'organisme au moment du réveil printanier.

HIERARCHIE (Hiérarchique)

En éthologie*, la notion de hiérarchie se rapporte à deux phénomènes.

D'une part, à l'hypothèse selon laquelle le comportement animal s'organise en un système étagé et emboîté de domaines majeurs (comportement de reproduction) englobant des domaines subordonnés (comportement de cour, de construction, de défense, de soins parentaux) contrôlant chacun une série d'actions de consommation* (mordre, menacer, poursuivre); ces domaines seraient sous le contrôle de systèmes de commandes organisés hiérarchiquement, allant du plus général et intégrateur aux plus parcellaires et spécifiques. TINBERGEN (1953) avait imaginé pour en rendre compte un modèle théorique (voir instinct*).

D'autre part, au fait que certains groupes sociaux s'organisent en un système étagé de relations de dominance*-soumission*. On parle alors de hiérarchie sociale. Le premier cas observé fut celui des poules domestiques (SCHJELDERUP-EBBE, 1922) où, dans les conditions de forte densité de la captivité, tous les individus se répartissent par la distribution de coups de bec (hiérarchie de becquetage) en une hiérarchie linéaire où l'animal supérieur (α) situé en haut de l'échelle domine tous les autres, alors que l'animal inférieur (ω) situé au bas de l'échelle est dominé par tous les autres. Ce cas classique a trop focalisé l'attention sur les notions de supériorité-infériorité et sur le rôle de l'agressivité*. A l'exception des animaux de contact, qui ne respectent pas une distance* interindividuelle, tous les groupes, même ceux qui ne s'organisent pas normalement en hiérarchie, développent en captivité, sous les contraintes des fortes

densités et du faible espace disponible, une hiérarchie basée sur l'agression réservant aux plus forts l'accès aux ressources : nourriture, boisson, site de repos; cette exagération de la tension interindividuelle et la hiérarchie qui en résulte sont des artefacts. Dans la nature, la hiérarchie sociale est un système qui organise et minimise les affrontements réels. Alors que la territorialité* installe une paix basée sur la propriété foncière et se rencontre dans les milieux stables à ressources prévisibles, la hiérarchie sociale est caractéristique des groupes vivant dans des milieux instables à ressources irrégulièrement réparties et imprévisibles, contraignant à un mode de vie plus erratique. La hiérarchie sociale, à l'instar de la territorialité, réserve en premier aux individus reproducteurs les avantages du milieu. Toutefois, du fait de la complexité des relations interindividuelles, on a tendance à substituer aux notions de supériorité-infériorité celles de statut et de rôle. Le rang élevé confère des avantages mais aussi des responsabilités et des risques; inversement, l'activité des animaux de rang peu élevé n'est pas indifférente pour le groupe. La fixation rapide, par des affrontements symboliques de menace* et d'évitement, des rapports interpersonnels de dominance et soumission, combinée aux capacités de mémorisation et de reconnaissance interindividuelle installe rapidement au sein du groupe les règles de prééance ainsi que les rôles.

HOMOCHROMIE

Forme de camouflage, permanente ou temporaire, par identité de la coloration de l'animal et de celle du substrat ou du milieu. L'homochromie est pratiquée par certains prédateurs à l'affût qui attendent le passage de leur proie. Elle est le plus souvent le fait des proies potentielles. D'une manière générale, les oiseaux et mammifères des déserts possèdent des plumages et pelages dans la gamme des gris-beige des sables (alouettes, rongeurs, fennec). Les oiseaux et mammifères des régions arctiques (bruant des neiges, lagopède, hermine, lièvre, renard) acquièrent en hiver des livrées de couleur blanche. Chez maintes espèces appartenant aux crustacés, mollusques céphalopodes (seiche), batraciens, reptiles (caméléon) et poissons, les changements de coloration, grâce au jeu

d'extension ou concentration des cellules chromatophores du derme, sont rapides et labiles, s'ajustant au milieu et aux circonstances, variant selon les motivations de l'animal. Ces changements sont induits par voie neurohormonale; ils permettent de dissimuler ou au contraire d'exposer en un instant des déclencheurs jouant un rôle important dans le comportement sexuel et agonistique, et qu'il convient de masquer à un prédateur en chasse ou à un rival dominant (voir soumission*).

IMPREGNATION

Processus d'apprentissage radical ne nécessitant aucune répétition, et par lequel, au cours d'une phase sensible de son développement et pendant une période critique d'exposition, un animal reçoit l'empreinte* durable des caractères supra-individuels d'un objet ou d'un être à la classe duquel il réservera ultérieurement ses réponses filiales ou sociales ou sexuelles. L'imprégnation a donc pour effet de déterminer les stimuli auxquels il répondra désormais. Au cas où l'expérimentateur a substitué à l'objet naturel d'empreinte un objet de substitution, il y aura fixation sur cet objet aberrant (empreinte aberrante). La primauté de l'expérience est la condition indispensable de la fixation de l'empreinte. Le lien ainsi établi est irréversible : au cours d'expériences de choix ultérieures, l'animal manifestera toujours sa préférence pour l'objet d'empreinte. L'imprégnation établit un lien spécifique entre certaines réponses et certains objets. L'imprégnation à différents objets pour différentes réponses peut s'étaler dans le temps : la fixation à la mère ou à son substitut, qui déterminera l'orientation des réponses filiales, est plus précoce que la fixation au compagnon d'élevage ou à son substitut déterminant l'objet futur des réponses sexuelles. L'exécution des réponses n'est pas indispensable à la réalisation du processus d'imprégnation; celles-ci sont seulement la preuve que l'empreinte est acquise. Les conduites sexuelles notamment n'apparaissent que bien après que l'imprégnation sexuelle s'est réalisée.

INNE

Littéralement, qui existe dès la naissance. Au sens strict, déterminé par les gènes, indépendamment de toute influence du milieu et de toute expérience. Ses qualités sont la fixité et la résistance au changement. En ce sens, est présenté comme antithétique de l'acquis, les deux notions étant exclusives l'une de l'autre. En fait, ne peuvent être définis sans référence l'un à l'autre et, loin de s'exclure, sont complémentaires et rétroagissent l'un sur l'autre. Ce sont deux processus analogues d'adaptation au milieu, qui s'installent l'un au cours de l'histoire de l'espèce, l'autre au cours de l'histoire de l'individu. L'inné est propre à l'espèce et varie dans les limites de celle-ci au même titre que ses autres caractères. Il évolue au rythme de l'espèce elle-même. Celle-ci fait des expériences d'essais et d'erreurs à chaque génération, par la production par voie de sexualité d'une descendance non uniforme; les individus non ajustés au milieu ne se reproduisent pas ou peu; les individus ajustés transmettent leurs qualités à leurs propres descendants. Les acquis de l'espèce sont stockés en mémoire dans la séquence de la molécule d'ADN. Et l'inné peut varier d'un individu à un autre autant que deux individus peuvent différer l'un de l'autre. Loin d'être indépendant du milieu, l'inné a été sélectionné par lui de telle sorte que s'il a à s'exprimer dans un milieu comparable à celui qui a présidé à son évolution, il s'y révélera parfaitement ajusté. A l'inverse, il paraîtra aberrant dans un milieu qui s'écarterait trop de celui qui l'a généré. Il reste que l'inné n'est qu'une potentialité enfermée dans le génome. Il ne pourra s'exprimer dans le phénotype qu'au cours et à la suite de l'embryogenèse et de l'éthogenèse (voir épigenèse). L'inné se met ainsi progressivement en place et la naissance ou l'éclosion ne sont pas, sous cet angle, des stades cruciaux. Ainsi, des comportements innés liés à la sexualité n'apparaîtront chez l'adulte qu'après la mise en place des structures anatomophysiologiques indispensables à leur expression.

INSTINCT

L'instinct est tout (FABRE, 1908).
L'instinct n'est rien (VERLAINE, 1932-

33). Notion controversée de l'éthologie comme de la psychologie. Pour FABRE, l'instinct est un plan de vie inné*, parfait, préformé qui, mu par une force vitale, conduit fatalement et inexorablement l'animal vers un but, qui est la conservation de l'espèce. Après que cette conception et, chez les psychologues, celles, analogues, de Mc DOUGALL, eurent été battues en brèche par les réflexologistes et les behavioristes, les éthologistes néo-instinctivistes reformulèrent les fondements théoriques de l'instinct. Intégrant les notions lorenziennes d'activité et de mouvement *instinctifs**, de leur spontanéité née d'une activité neuronale autonome, du lien qui les rattache à un schéma déclencheur inné via un *mécanisme inné de déclenchement**, TINBERGEN (1953) définit l'instinct comme un système hérité et adapté de centres nerveux coordonnés, organisés hiérarchiquement (voir hiérarchie*), continuellement amorcés et sous tension, dont chacun remplit des fonctions intégratives de rassemblement d'informations internes (hormones, stimuli proprioceptifs) et externes (combinaisons-clés de stimuli) et de redistribution, du plus généralisé au plus spécifique. L'état de tension latent du système (potentiel ou énergie spécifique d'action) se traduit par l'état d'appétence conduisant l'animal à rechercher activement (voir comportement exploratoire) les situations où il rencontre les schémas déclencheurs appropriés au besoin du moment. L'excitation du système se traduit par l'expression étalée de suites ordonnées de coordinations motrices héréditaires et culmine avec l'exécution des actes de consommation*. Chaque acte ne se produit qu'en présence de son schéma déclencheur et est donc adapté à la situation. Le mérite de TINBERGEN a été de concevoir un modèle de l'instinct qui tienne compte et prévoie des structures anatomophysiologiques localisables et au niveau desquelles on puisse expérimenter. La mise à l'épreuve de ce modèle a montré qu'il est trop unidirectionnel : il ne tient pas compte des possibilités de réafférence et il faut lui préférer un système de centres disposés davantage en réseau : il ne tient pas assez compte des interactions entre centres donnant lieu à des réponses mêlées. Enfin, dans sa rigidité, il ne dit rien de l'épigenèse*; une telle structure en effet ne peut s'installer que progressivement par une interaction globale permanente de

l'animal avec son milieu.

TINBERGEN N. (1953). L'Etude de l'Instinct. Payot, Paris.

INSTINCTIF

Indépendant de l'expérience, quant à sa forme et son origine; synonyme d'inné* dans le sens où son fondement est héréditaire. Notion controversée, évitée par les spécialistes, d'autant que le langage courant lui donne diverses acceptions. Entre 1931 et 1941, LORENZ a fourni le premier effort sérieux pour le doter d'un cadre théorique. Il s'inspire de divers concepts formulés par ses prédécesseurs : von UEXKÜLL a postulé qu'un mécanisme filtreur assure la spécificité d'une réponse motrice à des schémas déclencheurs, d'où découle la notion de mécanisme inné de déclenchement*; HEINROTH a montré qu'il existe des comportements aussi caractéristiques des entités taxonomiques que les structures morphologiques, une base héréditaire, sans mettant en place sans apprentissage, et dont l'exécution a un caractère de spontanéité; par des stimulations électriques de centres moteurs intracérébraux (voir neuroéthologie), von HOLST a provoqué l'expression de tels comportements, indépendamment de toute afférence sensorielle. LORENZ (1937) en tire la notion d'activité instinctive (*Instinkthandlung*), spécifique, stéréotypée, répétitive, reconnaissable, pouvant constituer avec d'autres des chaînes plus complexes qui se distinguent des chaînes de réflexes par le fait qu'elles sont amorcées et contrôlées intérieurement. Il affine le concept en celui de coordination motrice héréditaire (*Erbkoordination*), qui est déterminée génétiquement, est indépendante des apprentissages, de l'imitation et de l'expérience, comme le prouve son exécution parfaite, même si l'animal a été privé de toute information relative à la situation où elle prenait place normalement (expérience de privation). Par extension, une activité instinctive est une suite ordonnée de ces coordinations motrices héréditaires. Les auteurs plus récents s'efforcent de recourir à des expressions plus neutres telles que patron moteur fixe, schème moteur spécifique, sortie motrice unitaire, stéréotype moteur, schème spécifique d'action.

LORENZ K. (1937). Über den Begriff der Instinkthandlung. *Folia Biothoretica*, Ser. 2, *Instinctus* : 17-50.

INTIMIDATION

L'intimidation est un comportement de menace ritualisé*, à forte valeur expressive, symbolique d'une attaque véritable mais sans les risques de dommages corporels survenant dans les rapports agonistiques* entre animaux. Les composantes agressives sont évidentes; les armes - bec, cornes, griffes - sont exposées et tendues vers le rival. Mais les éléments de crainte sont également présents : les nageoires sont déployées, le plumage ébouriffé, le pelage hérissé; l'attaque n'est qu'ébauchée et est stoppée net, sans atteindre l'opposant. Un grèbe huppé attaque un rival en plongeant sous l'eau, bec tendu, et tente de le saisir et de l'entraîner sous la surface. L'attaque feinte est un plongeon simulé : l'oiseau menace de front, bec tendu, donne l'illusion de s'élançer, plonge mais resurgit sur place ou à quelques décimètres; si l'intimidation ne suffit pas à écarter l'opposant, ce faux plongeon peut se muer en attaque franche. Le rameutage* ou houspillage est une forme particulière d'intimidation à l'encontre d'un prédateur potentiel.

INVITATION SEXUELLE

L'invitation sexuelle est en position terminale de la séquence de comportements conduisant à la copulation, qu'elle précède immédiatement. Cette attitude porte le nom de lordose chez les rongeurs : la femelle est immobile et figée, pattes antérieures fléchies, pattes postérieures écartées, queue déviée, dos courbé. Chez les primates, on appelle présentation l'attitude d'une femelle qui approche à quatre pattes, parfois à reculons, se penche, derrière levé tourné vers le mâle; l'invite est rehaussée chez les babouins par les tuméfactions des parties nues et vivement colorées de la région anogénitale. Chez ces mêmes babouins, il est fréquent que des mâles adoptent cette attitude en guise de soumission*, pour apaiser un mâle dominant*. Chez les oiseaux, une femelle sollicitant l'accouplement fléchit les pattes, se penche en avant, dresse le croupion, écarte la queue. En période de

chaleur ou d'oestrus, la fréquence avec laquelle une femelle non encore disposée pourtant à accepter la copulation sollicite celle-ci est un indice informant le mâle sur son degré de maturation. Chez un pigeon ou un tétras, la femelle sollicite pendant que le mâle effectue ses mouvements de cour; au moment où ce dernier se positionne et s'apprête à la monte, la femelle s'esquive; le manège est répété plusieurs fois et stimule la maturation des partenaires. Chez le grèbe huppé, où il n'y a pas de dimorphisme sexuel et où, la copulation de fécondation mise à part, les rôles sont interchangeable, mâle et femelle pratiquent indifféremment l'invitation : l'invitant se couche à la surface de l'eau ou sur un amas végétal, ébauche de nid; cou tendu, ornements de la tête déprimés, immobile, et attend que l'autre effectue une pseudo-copulation. La répétition de ces séquences contribue à la maturation des partenaires et renforce la cohésion de leur couple.

LEURRE

En éthologie*, le mot leurre désigne une représentation simplifiée et plus ou moins grossière d'un objet (oeuf) ou d'un animal (épineche mâle à ventre rouge) dont on désire isoler les caractéristiques susceptibles d'induire une réponse. Dans la méthode des leures, systématiquement appliquée par TINBERGEN et ses collaborateurs dans les années trente, on utilise successivement une série de leures représentant toutes les combinaisons possibles des caractéristiques de l'objet - taille, forme, couleur, tacheture - que l'on fait varier et présente tour à tour. Cette méthode a permis de formuler quelques-uns des concepts fondamentaux de l'éthologie classique. Ainsi, ce qui importe dans le déclenchement d'une réponse, ce n'est pas l'objet dans sa totalité (une représentation fidèle de la forme épineche), mais certains signes dont il est porteur (une barre rouge à la base d'un disque), les stimuli-clés; il y a une relation spécifique entre une combinaison particulière, la combinaison-clé, et une réponse donnée; les stimuli sont perçus en fonction de leur valeur propre, mais aussi de leurs relations spatiales et temporelles (nature configurationnelle des stimuli); des stimuli qualitativement différents peuvent se remplacer quantitativement (loi de sommation

hétérogène) et un défaut de l'un peut être compensé par un excès de l'autre; on peut donc construire des leures dont le pouvoir évocateur est supérieur à celui de l'objet réel (stimuli supranormaux) (voir aussi mécanisme inné de déclenchement).

TINBERGEN N. (1953). L'Etude de l'Instinct. Payot, paris.

MATERNEL (Comportement)

Ensemble des soins assurés par la mère à sa progéniture. Quelle qu'en soit l'espèce, la femelle qui produit un nombre varié d'ovules de grosse taille chargés de vitellus (animaux ovipares) ou doit assurer la protection et l'alimentation intra-utérine de l'embryon (animaux vivipares) suivie de la lactation chez les mammifères, assure la plus lourde part du fardeau parental. Un jeune gorille reste accroché au sein puis au flanc de sa mère pendant une année entière; pendant deux années encore, le dos de la mère est son poste d'observation et son mode de transport favoris. Même après son émancipation, le jeune demeure attaché à sa mère; les filiations restent vivaces et des clans matrimoniaux se forment. Les liens affectifs et éducatifs étroits qui résultent de cette association contraignante et prolongée confèrent à la mère un rôle de premier plan dans le développement du jeune. Son importance pour l'équilibre psychophysiologique de celui-ci est démontrée a contrario par les expériences de privation réalisées par HARLOW et BOWLBY : un jeune macaque privé plus ou moins précocement et durablement de contacts avec sa mère développe un ensemble de manifestations d'involution - apathie, stéréotypie, phobie, automutilation, anorexie - connu sous le nom de syndrome d'isolement. Au contraire, l'interaction avec la mère apprend au jeune à contrôler ses émotions et prépare son harmonieuse socialisation dans le groupe des pairs. L'interaction mère-enfant est le lieu privilégié d'installation de traditions (voir protoculture).

CHAUVIN, R. (Editeur) : Modèles animaux du comportement humain. Coll. CNRS, Paris, 1972, 380 p.

MECANISME INNE DE DECLEN- CHEMENT

Concept de l'éthologie classique né du constat de l'étroite spécificité liant une réponse particulière à une combinaison-clé de stimuli (voir leurre et déclencheur). Ce constat a conduit von UEXKÜLL et surtout LORENZ à postuler l'existence d'un mécanisme nerveux de filtration des stimuli, assurant que la réponse n'est fournie que quand elle est justifiée et adaptée à la situation : l'animal diffère sa réponse jusqu'au moment où il rencontre la combinaison-clé adéquate. L'expression "Mécanisme inné de déclenchement" (MID) a été controversée dans la mesure où LORENZ ne précisait pas l'anatomophysiologie du mécanisme et ne prouvait pas son innéité (voir inné). Le concept conserve néanmoins toutes sa valeur heuristique en ce qui concerne le principe de la filtration. On ne peut parler d'innéité que si l'animal réagit correctement à la représentation de la combinaison-clé sans avoir eu la possibilité d'aucun apprentissage préalable. C'est le cas du poussin naïf de goéland tapotant la tache rouge du bec jaune de l'adulte et obtenant une régurgitation d'aliment. Si la spécificité de la perception sélective s'est structurée par l'expérience, on parle de mécanisme acquis de déclenchement (MAD). Les deux mécanismes ne sont pas incompatibles : le poussin de goéland renforcé par la régurgitation peut affiner son MID, qui est ainsi complété par l'expérience (MIDE). Dans le phénomène de l'empreinte*, l'animal structure en une seule expérience, au cours d'une phase précoce de son développement, un mécanisme de déclenchement qui orientera sur un type d'être ou d'objet ses réponses filiales, ou sociales ou sexuelles ultérieures.

MICROMILIEU

Terme peu usité, et souvent alors confondu avec biotope*, pour désigner un lieu de vie strictement délimité, un site réunissant des conditions physiques très particulières, des ressources ponctuelles. S'entend davantage comme alternative à microclimat, préférable, et qui se rapporte aux conditions climatiques (éclairage, luminosité, température, humidité) et par

suite aux ressources propres à un espace réduit, une station, un biotope.

MIGRATION

Déplacements latitudinaux périodiques et synchrones de populations animales entre une aire de reproduction et une aire d'hivernage (migration d'automne) suivis d'un retour (migration de printemps). Celui-ci ramène dans les régions nordiques, pendant une brève bonne saison, des populations de nidificateurs occupant les niches* écologiques que ne peuvent saturer les populations sédentaires nordiques, fatalement maintenues à un très faible niveau de densité par les sévères conditions hivernales. Les adultes survivants et les jeunes produits gagnent alors leurs quartiers d'hiver dans des aires géographiques de l'hémisphère sud, au moment où celles-ci offrent les meilleures conditions d'existence. D'un point de vue écologique, les migrateurs au long cours apparaissent comme des populations en balance de consommateurs exploitant et saturant alternativement, lors de leurs pics de production, des milieux sis dans les deux hémisphères. D'un point de vue comportemental, les migrations transcontinentales impliquent le déclenchement à dates fixes et la synchronisation aux signaux saisonniers de l'environnement (variations de la photopériode) de cycles hormonaux ainsi que le développement de l'aptitude à s'orienter, à déterminer sa position géographique, à choisir et conserver un cap en utilisant un compas magnétique et un compas céleste basé sur le soleil et les étoiles (migrateurs diurnes ou nocturnes).

Par leur aptitude au vol, leur sensibilité aux variations de la lumière et du champ magnétique, leur acuité et leur mémoire visuelles, les oiseaux ont plus que tout autre développé ces capacités migratoires et présentent les exemples les plus frappants de navigation transcontinentale (sternes, grues, cigognes, hironnelles, fauvettes). Les poissons offrent des exemples classiques de déplacements non annuels entre une aire de reproduction et une aire de croissance (migration anadrome d'engraissement des anguilles; migration anadrome de reproduction des saumons). On connaît des cas de migra-

tions régulières intracontinentales (par exemple les migrations annuelles des gnous et des zèbres dans les savanes du Serengeti en Afrique de l'Est en fonction du patron de distribution des pluies de part et d'autre de l'équateur) et des migrations altitudinales entre plaines et montagnes. Le monde animal présente tous les cas intermédiaires d'erratisme entre le sédentarisme pur et la migration vraie. Enfin, on réserve le nom d'invasion aux brusques irruptions d'immigrants en surnombre, et non suivies de retour, à partir de zones de prolifération (criquets migrateurs, casse-noix, geais).

MIMÉTISME

Le mimétisme désigne toutes les formes d'imitation, quant à la forme et aux colorations, de structures de l'environnement au sein desquelles le copieur se confond par camouflage* et homochromie*. Des phasmides, sauteuses et mantes miment des brindilles et des feuilles, soit pour se protéger, soit pour guetter une proie.

Une forme répandue de mimétisme est la mimicrie, où l'imitation morphologique et comportementale n'a pas pour objet de dissimuler, mais au contraire d'exposer, de tromper et de détourner ainsi quelque profit. Des orchidées miment des insectes qui, en cherchant à s'accoupler avec ces fleurs, assurent par le fait même leur pollinisation impossible autrement. Des insectes inoffensifs en miment d'autres, venimeux ou chargés d'âcres émanations et dont les oiseaux prédateurs ont fait la désagréable expérience, de façon à dissuader et à tenir ces derniers à l'écart (mimétisme aposématique ou mimicrie batésienne). Les coléoptères myrmécophiles miment l'apparence et la sollicitation antennaire des fourmis qu'ils parasitent* et en obtiennent la régurgitation alimentaire. Le poussin des veuves parasites mime le schéma de quémande* du gosier des poussins de l'hôte et déclenche à son profit la distribution de nourriture du parent adoptif. L'*Aspidontus*, petit poisson carnassier, mime l'apparence et la nage du *Labroides*, petit poisson nettoyeur, et peut mieux s'approcher des poissons-clients, non pour les débarrasser des ectoparasites, mais pour leur arracher un morceau de

nageoire ou de peau. Dans les groupes sociaux où règne la promiscuité enfin, des sujets dominés imitent le comportement gestuel et vocal de sujets dominants pour détourner à leur profit quelque avantage, l'approche de femelles par exemple (mimicrie de statut).

NEOTENIE

En biologie, la néoténie est un ralentissement du développement, notamment chez les espèces à métamorphoses (insectes, anoures), un ralentissement ou la suppression de celles-ci, et pouvant conduire à l'apparition de comportements de reproduction alors même que subsistent des attributs larvaires ou juvéniles. En éthologie, le ralentissement du développement peut contribuer à prolonger la période de dépendance aux parents et favoriser ainsi les apprentissages et l'installation de traditions (voir protoculture). La persistance d'attributs (livrés juvéniles) et d'attitudes propres aux juvéniles permet aussi de prolonger la trêve qui évite aux jeunes de participer à la compétition intraspécifique, notamment dans les sociétés hiérarchisées. Enfin, la résurgence de comportements juvéniles (soumission, quémande) à fonction apaisante dans les interactions entre adultes relève à la limite de la néoténie.

NEUROETHOLOGIE

Terme apparu au début des années soixante pour désigner l'étude des bases neuronales du comportement dont l'expression repose sur les traitements de données prenant place dans des réseaux ou des groupements de neurones interconnectés. C'est une discipline expérimentale multidisciplinaire au carrefour de l'anatomophysiologie, de la biophysique, de la biochimie et de l'éthologie, s'efforçant d'expliquer les mécanismes nerveux du contrôle et du déclenchement des comportements. Partant des comportements observés par les éthologues et des modèles imaginés par ceux-ci pour expliquer les facteurs de causalité, la neuroéthologie s'efforce de clarifier ces derniers. Il s'agit de déterminer la façon dont les informations périphériques sont perçues, acheminées, filtrées au niveau du système nerveux central; dont les instruc-

tions motrices sont dirigées vers les muscles dont les contractions coordonnées se traduisent en production de sons, émissions de substances, parades gestuelles; dont ces informations sont traitées, stockées, rappelées, corrigées et réutilisées ultérieurement. Il faut localiser et mesurer l'activité spontanée du système nerveux central, analyser comment celle-ci intègre les informations sensorielles et est modulée par les flux ioniques et les messagers hormonaux, comment les neurones métabolisent ces messagers et fabriquent les neurotransmetteurs intersynaptiques. Et tous ces mécanismes et leurs bases anatomophysiologicals doivent être replacés dans une perspective embryologique et ontogénétique pour comprendre comment la maturation et l'émergence des comportements leur sont synchronisés et inféodés.

Les préoccupations en ces domaines remontent à DESCARTES (1596-1650) qui considérait le cerveau comme un agglomérat de réflexes automatiques à des stimulations externes. L'activité électrophysiologique du cerveau est connue depuis la fin du 18^e siècle. Le 19^e siècle a vu se multiplier les travaux d'ablation visant à localiser les aires responsables des principales fonctions cérébrales. W. HESS vers 1920 et E. von HOLST (1908-1962), le véritable fondateur de la neuroéthologie, ont localisé très précisément par stimulation électrique intra-cérébrale des centres responsables de comportements assimilables par l'éthologiste à des éléments connus du répertoire comportemental (voir éthogramme) du chat, du poulet et de poissons, et ont démontré le caractère spontané et automatique de leur activation et de leur coordination. La neuroéthologie a connu des développements récents grâce aux progrès de technologies permettant d'explorer et d'expérimenter au niveau cellulaire : microscopie électronique, microélectrodes intramembranaires, sondes moléculaires et auto-immunoradiographie pour détecter le trajet des messagers chimiques, identifier les cellules cibles, localiser finement les aires d'activité biochimique. Les domaines qui ont fait l'objet de recherches les plus fructueuses pour relier les comportements à l'activité du cerveau sont jusqu'à présent la locomotion chez des invertébrés (crustacés, mollusques, vers), l'identifica-

tion des proies et les mouvements de prédation des grenouilles, le comportement de reproduction des rats et de la caille, le chant des oiseaux.

J.P. EWERT, 1980. Neuro-Ethology. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg.

NICHE ECOLOGIQUE

Position particulière qu'occupe dans le milieu une espèce donnée, tenant compte de ses aptitudes physiologiques et de son phénotype morphologique et comportemental, et ensemble des relations qu'elle entretient dans l'écosystème*, tant avec les autres membres de la biocénose qu'avec l'environnement abiotique (inanimé, physique et chimique). Définit la part et le rôle d'une espèce dans l'écosystème. Concept davantage fonctionnel que spatial. Si l'habitat d'une espèce est son adresse, sa niche exprime sa profession. L'écosystème peut dès lors se concevoir comme un emboîtement des niches écologiques des différentes espèces composant la biocénose. Pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème, il est donc indispensable de caractériser toutes les niches qui le composent et, à cet effet, de connaître les aptitudes physiologiques et comportementales des espèces : assimilation, métabolisme, stratégies alimentaire et reproductrice, socialité. Le comportement apparaît ainsi comme le medium par lequel un animal donné peut trouver sa place et exercer son métier dans son milieu.

NIDIFICATION (comportement de)

La nidification regroupe des activités se situant à la charnière entre le comportement reproducteur* et le comportement parental*. Elle consiste en l'aménagement d'un nid qui recevra les oeufs ou abritera la mère, et précède souvent la fécondation. L'entretien de ce nid se poursuivra pendant la couvaison ou la gestation, se prolongera pendant la période des premiers soins jusqu'à son abandon par les jeunes. L'aménagement d'un nid est souvent entamé par le mâle, comme moyen d'accroître l'attractivité du territoire et moyen de séduction de la femelle.

Il est des cas où le nid, commencé par le mâle, est achevé par la femelle. Plus souvent, les deux partenaires l'aménagent ensemble, après la formation du couple et la fécondation. La construction du nid, chez de nombreux insectes et la plupart des oiseaux (les tisserins par exemple) atteint des sommets dans l'art de construire. Le nid joue un rôle central dans le rapprochement et la cohésion des partenaires, dans leur synchronisation, dans le cheminement de leur maturité; s'il est le lieu qui recevra oeufs, poussins ou petits, il est aussi un édifice qui, tout en se faisant, stimule les partenaires et assure le développement de leurs disponibilités et de leurs aptitudes parentales.

OFFRANDE ALIMENTAIRE

On parle d'offrande alimentaire lorsqu'un animal en nourrit un autre. Le cas le plus classique est celui du nourrissage des jeunes, où les parents nourriciers répondent au schéma déclencheur* de la quémante*. Chez les insectes sociaux, le transfert de nourriture d'un individu à un autre (trophallaxie) répond à des sollicitations antennaires et s'accompagne du transfert de phéromones, substances chimiques contribuant à la cohésion et à la régulation physiologique et sociale du groupe. Certains sujets dévolus à des tâches particulières et déchargés de la collecte de nourriture ou morphologiquement spécialisés (castes) et incapables de s'alimenter eux-mêmes, sont entièrement dépendants de l'échange. Certaines espèces étrangères parasites*, qui miment* le solliciteur, peuvent bénéficier de l'échange. L'offrande alimentaire, qui est au premier chef un comportement du registre parental, peut chez les oiseaux devenir un élément de la parade nuptiale (offrande nuptiale). Chez les sternes, la femelle apaise le mâle en adoptant un comportement infantile de quémante, tandis que le mâle rassure la femelle en se présentant à elle un petit poisson au bec, ce qui minimise et éclipse ce que son approche pourrait contenir d'agressif. L'aliment peut être réellement échangé et consommé ou n'être qu'un symbole (offrande de salut). Chez les columbidés, le jeu de la quémante et de l'offrande nuptiales se résume à un échange de becquetages. Un nourrissage de bouche à bouche, de parent à enfant ou entre pairs,

observé chez les grands singes mais aussi chez les papous et les pygmées, est sans doute à l'origine du baiser des humains.

OUTIL

Il est des exemples nombreux où des animaux, pour s'approprier de la nourriture, se servent d'objets trouvés sur place comme d'instruments. Des cas célèbres sont ceux de la loutre de mer de Californie et du pinson des Galapagos. La première plonge et ramasse sur le fond des oursins, des coquillages et un caillou, puis remonte; nageant sur le dos en surface, elle brise sur la pierre bien calée sur sa poitrine la coquille ou les tests de ses proies, en mange le contenu, jette les débris, mais conserve la pierre à l'occasion de la plongée suivante. Le second se sert d'une épine de cactus tenue au bec et qu'il a détachée de son support pour extraire les larves d'insectes des anfractuosités où elles se dissimulent. Le vautour percnoptère se saisit de pierres qu'il laisse tomber sur des oeufs pour en briser la coquille. Les singes *Cebus* d'Amérique du Sud et les chimpanzés de Côte d'Ivoire cassent les coquilles de fruits durs sur des nodosités choisies de branches faisant office de véritables ateliers; les chimpanzés jettent des branches et des pierres aux intrus et vers les carnassiers; les chimpanzés, encore eux, se servent de longues baguettes pour sonder les fourmières et termitières à l'époque précédant immédiatement les essaimage*. Dans tous ces cas où les auteurs anglophones utilisent le terme *tool* (= outil), les francophones répugnent à parler d'outil, car il n'y a pas à proprement parler de façonnage, de transformation de l'objet utilisé. Seuls peut-être, les chimpanzés semblent capables de préparer leur instrument, au point que l'on puisse parler dans ce cas d'usage d'outil : ils choisissent des branchettes, les émondent, les écorcent, les coupent à bonne longueur, en font des fagots, puis se dirigent vers les termitières à une certaine distance.

PARADE

On désigne par parade des manifestations formalisées et spectaculaires, non ambiguës, à forte valeur expressive, intervenant dans les relations sociales, la

compétition ou la coopération intraspécifique. L'animal émetteur affiche et expose ses déclencheurs* en des combinaisons de gestes ostentatoires, soulignant des patrons de coloration et des ornements structuraux, et renforcées de productions sonores. Du fait de leur spécificité, elles assurent la cohésion du groupe social et l'isolement reproducteur de l'espèce. Du fait de leur non-ambiguïté, elles assurent la circulation de l'information. Du fait de leur valeur expressive symbolique, elles expriment les intentions et contrôlent les émotions. Dans la compétition territoriale* ou hiérarchique*, elles ont pour objet de se substituer aux combats véritables dommageables. Dans les relations de groupe, elles avertissent les congénères de l'imminence d'une action et assurent la synchronisation de l'ensemble. Dans les relations sexuelles, elles apaisent et attirent le partenaire, contrôlent et redirigent l'agressivité latente, assurent la reconnaissance, renforcent la cohésion. Les comportements et les cérémonies de parades comportent de nombreux éléments ayant subi le processus de ritualisation*. On y rencontre notamment des activités infantiles (quémande* alimentaire), parentales (offrande* alimentaire, manipulation de matériaux pour la nidification), de toilette (lissage des plumes) qui, surgissant initialement comme activité de déplacement* dans des situations de rencontre sociale, se sont intégrées dans la parade sous une forme symbolique (voir parade*).

PARASITISME

Le parasitisme est une relation interactive entre des représentants d'espèces différentes où le parasite exploite et cause des dommages à son hôte, à son intégrité physique et à son métabolisme comme à son alimentation et sa reproduction, mais généralement sans le tuer, trop vite du moins, et où l'hôte développe des mécanismes de protection pour en minimiser les effets ou se défaire du premier. La sélection a favorisé chez les parasites des adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales de plus en plus ajustées à leur niche*. A la limite, le jeune, produit, soigné et alimenté par le parent, vit en parasite de celui-ci, qui peut en être affecté, mais ce type de relation s'inscrit

dans le cadre de la reproduction* et du comportement parental* de l'espèce.

Les éthologistes distinguent plusieurs types de parasitisme comportemental. Dans le parasitisme alimentaire simple, un animal force un sujet d'une autre espèce à lui abandonner sa proie, comme les frégates et les skuas vis-à-vis des oiseaux de mer (cleptoparasitisme, cleptobiose). Dans le parasitisme de reproduction, le sujet charge une autre espèce des soins à sa progéniture, comme le coucou ou les veuves africaines qui confient leurs oeufs à une série de familles de passe-reaux; le parasite n'est accepté que s'il présente un minimum d'adaptations morphologiques et comportementales. Dans le parasitisme social enfin, le parasite ne porte pas préjudice à l'hôte, mais à l'organisation et l'efficacité sociales de son groupe. Ainsi, les fourmis esclavagistes amazoniennes *Polyergus*, incapables de se nourrir et d'entretenir leurs larves, s'emparent des pupes de fourmis *Formica* qu'elles réduisent en esclavage dès l'émergence, reposant entièrement sur les échanges trophallactiques de ces dernières, tant pour leur alimentation que pour celle de leurs larves. De même, des coléoptères myrmécophiles s'installent dans des fourmillières où, en mimant les sollicitations antennaires entre fourmis, ils détournent à leur profit les transferts trophallactiques d'aliments dont ils vivent exclusivement, eux-mêmes et leurs larves. Tant chez les esclavagistes que chez les myrmécophiles, l'adaptation comportementale réside dans l'imitation (mimicrie) du comportement de l'hôte.

PARENTAL (Comportement)

Le comportement parental désigne toutes les conduites par lesquelles les parents s'occupent de la protection, du logement, du réchauffement, des soins d'hygiène, de l'alimentation, du transport et de l'éducation de leurs oeufs, larves et jeunes. Il peut être réduit à sa plus simple expression : chez maintes espèces aquatiques, mâles et femelles, synchronisés par des signaux de l'environnement, lâchent simultanément leurs gamètes et la fécondation prend place en eau libre; les larves sont capables de s'orienter, de se déplacer, de s'alimenter et de se garder des prédateurs sans apprentissage préalable (voir

inné). A l'inverse, tous les groupes zoologiques montrent des exemples diversifiés de systèmes parentaux où les jeunes sont l'objet de soins constants. VAN CASSEL a montré que chez le forficule, la femelle fécondée s'investit, à l'exclusion de tout autre, dans un comportement parental contraignant; ses aptitudes et dispositions à s'occuper de ses oeufs puis de ses larves évoluent sous le double jeu de facteurs internes et de stimulations provenant de la progéniture elle-même. Chez les espèces monogames, les contributions aux soins parentaux sont en général partagées. Chez les espèces polygames*, un des parents multiplie les liaisons, nécessairement successives chez une mère polyandre, tandis que l'autre parent se consacre à la progéniture (voir aussi harem). Deux possibilités s'offrent aux parents : produire un grand nombre d'oeufs et les abandonner à eux-mêmes; n'en produire que quelques-uns et les suivre au plus près et le plus longtemps possible. Les relations durables entre les jeunes et leurs parents rendent possibles des apprentissages répétés et variés et permettent l'installation de traditions (voir protoculture).

PARIADE

On appelle pariaade, spécialement chez les oiseaux, la cérémonie de parades* qui conduit à et culmine avec la copulation. Les mouvements respectifs des partenaires sont hautement expressifs et symboliques. Très souvent, ils sont le fruit d'un processus de ritualisation*. Chez les gallinacés, l'alléchage consiste en un picorage au sol qui attire la poule; chez les sternidés, la quémante* alimentaire de la femelle est la résurgence sous forme symbolique d'un comportement infantile; l'offrande* alimentaire du mâle est interprétée comme une symbolisation d'un comportement parental* : en se présentant à la femelle un petit poisson au bec, le mâle atténue ce qui, dans son approche, pourrait paraître agressif; le petit poisson est présenté symboliquement car il n'est pas nécessairement transmis ni consommé. Il est vraisemblable qu'originellement, dans l'état de tension entre un mâle et une femelle qui se rapprochent, la quémante comme l'offrande surgissent comme activité de déplacement*, assurant un apaisement et

un enchaînement, et qu'elles ont été sélectionnées de ce fait pour jouer un rôle essentiel de communication dans ce nouveau contexte. La séquence de la pariaade ne se bâtit pas en une fois, et implique la maturation et la synchronisation des partenaires. Sa répétition renforce la cohésion du couple. La pariaade est souvent suivie de parades post-copulatoires qui apaisent et redirigent la tension née du bref rapprochement.

POLYGAMIE

La polygamie est l'association d'un représentant d'un sexe avec plusieurs sujets du sexe opposé. La forme la moins fréquente est la polyandrie, qui voit une femelle choisir plusieurs mâles, qui s'occupent alors des soins à la progéniture qu'ils ont engendrée (gallinules, jacanas, rhynchée peinte chez les oiseaux). Chez les mammifères, la femelle est occupée par la gestation et la lactation de sorte que c'est la polygynie (un mâle et plusieurs femelles) qui est la plus courante. Le harem* en est une forme stable assez fréquente. Pendant la brève période où ils s'échouent sur les plages, les éléphants de mer s'associent en harems temporaires; les mâles se battent pour un territoire pendant que les femelles mettent bas; les propriétaires s'approprient alors plusieurs femelles, le temps de les séduire et de les féconder. Chez les poissons (épinouche, cichlides et incubateurs buccaux), on a décrit des cas de polyandrie et de polygynie successives : les mâles sont cantonnés sur des territoires regroupés; les femelles les visitent tour à tour; les uns et les autres peuvent participer à plusieurs fécondations.

PREDATEUR

Englobe tous les animaux qui se nourrissent de proies. Les relations entre les prédateurs et leurs proies sont asymétriques - les premiers sont tueurs et consommateurs, les seconds sont mangés - et ont conduit au développement de stratégies de prédation* et de comportements de défense et de fuite, de stratégies anti-prédatrices. Les populations des prédateurs occupent les positions terminales des chaînes alimentaires (voir écosystème*) et atteignent de ce fait des densités et des

biomasses bien plus faibles que celles des proies dont elles dépendent. Les populations des uns et des autres fluctuent en un équilibre dynamique : l'augmentation des proies permet celle des prédateurs; l'augmentation de ceux-ci réduit l'abondance des proies et le succès des captures, et partant l'efficacité des prédateurs, leur fécondité, le nombre de leurs jeunes par nichée ou portée, conduit à l'émigration, contraint à un changement de la nature des proies. Certains prédateurs sont étroitement spécialisés dans la capture d'un seul type de proies; d'autres sont éclectiques et opportunistes. Les populations des différentes espèces de prédateurs se spécialisent les unes par rapport aux autres dans leur mode de recherche et de capture et quant à leur préférence alimentaire, pour exploiter au mieux l'ensemble des populations de proies (voir niche écologique*).

PREDATION

Désigne l'ensemble des relations, populationnelles et interindividuelles, liant un prédateur et sa proie, et en particulier l'ensemble des conduites spécifiques de recherche, détection, capture et consommation*, ainsi que les comportements d'éveil, de camouflage et de fuite. Par sélection, les stratégies prédatrices et anti-prédatrices ont atteint un degré élevé de complexité et de finesse (voir écholocation). La prédation porte nécessairement sur les autres espèces, ce qui la distingue du cannibalisme* qui se manifeste dans des contextes particuliers de compétition sociale et sexuelle ou dans des situations exceptionnelles de surpopulation, bien qu'on connaisse le cas de goélands qui se spécialisent dans la consommation des oeufs et poussins de leurs voisins de colonie. Elle implique que la proie est mangée, ce qui la distingue du parasitisme* qui est une autre forme d'exploitation des autres espèces. Le facteur motivant de la prédation est en premier lieu la faim. Ils fluctuent l'un et l'autre selon un rythme circadien, et l'activité du prédateur est synchronisée à celle de ses proies. En période de reproduction, la prédation peut être déclenchée et entretenue par les stimuli émanant des jeunes à nourrir. L'intensité de la demande* des jeunes et leur degré de développement déterminent non seulement le

rythme de la prédation, mais aussi le choix de la nature et de la taille des proies.

PROTOCOLTURE

Les critères d'émergence d'une culture portent sur l'aptitude à innover, quant à l'usage d'instruments (voir outil) par exemple, et à échanger des informations de telle sorte que s'installe une habitude qui se répand dans un groupe dont elle devient une caractéristique et qui se transmet par voie non génétique d'une génération à une autre, formant une tradition. Il peut simplement s'agir de la modification d'une voie de passage ou de migration ou d'une habitude alimentaire. C'est chez les primates et spécialement chez les macaques japonais qu'on trouve un faisceau de témoignages attestant de l'apparition, dans certains groupes isolés des autres, de diverses traditions assimilables à un stade protoculturel : dans un groupe, des sujets ont pris l'habitude de bains de mer; dans un autre, les singes se baignent dans des sources d'eau chaude; dans un autre encore, les animaux ont pris l'habitude de déterrer des patates douces avec leurs mains dans les champs; dans un groupe célèbre de l'île Koshima, une femelle de deux ans a appris à laver les patates douces avant de les consommer; par imitation, cette innovation s'est répandue vers sa mère, vers les compagnes de celle-ci puis vers leurs petits; l'habitude a plus difficilement atteint les sujets plus âgés; dans ce même groupe et deux ans après sa première trouvaille, la même petite femelle a trouvé qu'elle pouvait séparer par flottaison les grains de riz des grains de sable auxquels ils étaient mélangés. Dans tous ces cas, ces habitudes nouvelles, transmises de génération en génération, sont devenues des traits distinctifs de ces groupes, des traditions locales. Celles-ci montrent à la fois le rôle dans l'innovation de certains individus particuliers, le rôle de la structure du groupe dans sa diffusion, enfin l'importance de l'aptitude au changement dans le succès du groupe.

KAWAI M. (1965). *Primates*, 6 : 1-30.

QUEMANDE ALIMENTAIRE

Vocabulaire désignant l'ensemble des conduites par lesquelles un animal incite un autre à lui transmettre de la nourriture. Dans les sociétés d'insectes (abeilles, termites, fourmis), la quémante alimentaire par des attouchements antennaires et la transmission de nourriture (trophallaxie) contribuent au maintien de l'identité et de la cohésion du groupe. La quémante de harcèlement à l'égard d'un individu d'une autre espèce, l'incitant à abandonner sa proie, est une forme de parasitisme* (cleptobiose des skuas et des frégates aux dépens des oiseaux de mer). Les poussins de goélands quémantent leur pitance en se dressant vers la tête du parent et en tapotant la tache rouge située à l'extrémité de son bec jaune, ce qui entraîne la régurgitation. Les oisillons de passereaux tendent le cou, agitent les ailes, ouvrent tout grand le bec, poussent des cris stridents; les commissures du bec, épaisses, et le fond du gosier, le palais, la langue sont vivement colorés; l'ensemble détermine l'adulte à enfourner la becquée (voir déclencheur). Chez l'oisillon fraîchement éclos, la quémante est déclenchée par des stimuli tactiles résultant du choc du parent nourricier sur le support ou le bord du nid; après l'ouverture des yeux, les oisillons orientent le cou vers la tête de la mère ou vers toute reproduction, même grossière, qui en tient lieu. Dans la parade nuptiale, la femelle de certains oiseaux (sternes) adopte un comportement infantile de quémante qui apaise l'agressivité*; le mâle répond par une offrande* alimentaire réelle ou ritualisée*.

RAMENER

Ce terme est utilisé pour désigner deux comportements distincts. Le *ramassage*, la récupération et le transport de jeunes qui se sont éloignés du nid, et que le parent saisit par le cou pour les y redéposer. En cas de dérangement, le parent, oiseau ou mammifère, peut transporter un à un tous les jeunes vers un gîte de remplacement. Ce comportement ne donne pas de signe de fléchissement sous la fatigue. Le *roulage* de l'oeuf s'applique plus particulièrement à une conduite observée chez les oies, canards et goélands pour ramener dans le nid un oeuf accidentellement ou volontairement placé sur son bord. Cette

situation a été utilisée pour tester deux types de relations entre l'oiseau et son oeuf. Chez l'oie cendrée, l'oiseau place le menton sur l'oeuf et, par un mouvement de retrait, continuellement corrigé en fonction des irrégularités du sol, le ramène dans le nid; si l'oeuf est subtilisé après que le mouvement a été amorcé, l'oiseau continue le mouvement désormais sans objet, mais sous une forme fixe cette fois, en l'absence de toute information d'orientation. Ce test a permis à LORENZ et TINBERGEN de démontrer la dualité de la réponse instinctive*, comportant une composante fixe, série de contractions musculaires prédéterminées (voir instinctif), et une composante d'orientation, taxique*. Par ailleurs, en offrant à un goéland des choix successifs entre des paires d'oeufs factices (voir leurre) différant par un caractère (taille, forme, couleur), TINBERGEN puis BAERENDS ont défini les caractéristiques de l'oeuf qui déterminent l'adulte à le considérer comme tel et à lui accorder ses soins : l'oeuf repris en premier est celui qui est préféré; ils ont ainsi vérifié la loi de sommation hétérogène des stimuli et la possibilité de créer des combinaisons plus stimulantes que l'oeuf naturel (stimulus supernormal).

RAMEUTAGE

Ensemble des réactions collectives, agressives et d'avertissement, par lesquelles un groupe occasionnel, mono ou plurispécifique, harcèle un prédateur potentiel. Des passereaux (corvidés, hirondelles, bergeronnettes, sansonnets) repérant un rapace en transit dans le ciel s'assemblent en un essaim serré qui évolue au plus près de ce dernier, le houspillant de leurs pseudo-attaques jusqu'à ce qu'il ait quitté leur canton. Un passereau qui détecte un rapace (chouette, hibou) branché au repos s'en rapproche en s'agitant et criant et rameute ses congénères et voisins; ce harcèlement incessant incite fréquemment le prédateur potentiel à s'éloigner, poursuivi de loin en loin par de nouveaux rassemblements. Le caractère collectif de ce houspillage diminue les risques individuels de réaction agressive du rapace : l'effet de confusion de cette masse qui évolue tout autour et s'agite l'empêcherait de choisir une victime. Le rameutage bat le rappel des congénères en renfort en informant les arrivants de la

localisation du danger et, peut-être, initié à ses caractéristiques les jeunes inexpérimentés; il dissuade sans doute aussi le rapace en lui signalant qu'il est détecté. Des comportements analogues ont été observés chez des singes qui houspillent des carnivores, et chez des rongeurs qui harcèlent des serpents.

REPRODUCTEUR (Comportement)

Le comportement reproducteur, chez les animaux se reproduisant par voie de sexualité, regroupe toutes les conduites assurant la production de gamètes, puis la rencontre des cellules sexuelles mâles et femelles jusqu'à la fécondation, c'est-à-dire la formation d'un oeuf par fusion de celles-ci. Commence alors le comportement parental*. Le comportement reproducteur débute par l'accumulation de réserves alimentaires nécessaires à la relance de la gamétogenèse. Celle-ci est d'abord sous l'influence de rythmes circadiens endogènes, mais est aussi soumise à la stimulation des variations saisonnières du milieu, notamment l'allongement printanier de la durée de l'éclairement journalier. Les stimulations environnementales (lumière accrue, transformation de l'habitat, relèvement de la température, nourriture plus abondante) touchant pareillement toute la population d'une région, les différents individus mâles et femelles de celle-ci progressent pareillement dans la relance, sous réserve des différences individuelles intrinsèques de leur rythme biologique et de leur sensibilité aux variations biotiques et abiotiques du milieu. Celles-ci stimulent, par voie cérébrale, l'axe hypothalamo-hypophysogonadal : les gonadolibérines cérébrales et les gonadostimulines hypophysaires activent la gamétogenèse et la fabrication gonadale des hormones sexuelles, qui modifient l'apparence des individus, accentuent le dimorphisme sexuel, morphologique ou comportemental, augmentent la sensibilité aux informations du milieu, notamment aux partenaires potentiels. La rencontre entre les partenaires implique l'existence de systèmes de communication spécifique, qui assurent à la fois l'isolement reproducteur des espèces et le rapprochement des sexes; des mes-

sages chimiques (attractifs odorants, phéromones sexuelles), sonores (chants et productions mécaniques) et gestuels (parades*) y contribuent en même temps qu'ils affinent la synchronisation des partenaires potentiels.

L'ensemble du règne animal se caractérise par l'asymétrie du développement des gamètes : l'ovule est très gros, chargé des réserves vitellines indispensables au développement de l'oeuf, les spermatozoïdes sont petits. Il en résulte que les femelles sont par nature contraintes à un plus grand investissement énergétique dans la relance de l'ovogenèse; même s'ils produisent un nombre infiniment plus grand de spermatozoïdes, les mâles portent leur effort dans une autre direction : l'essentiel de leurs dépenses concerne la compétition intraspécifique pour les femelles. Lors de la relance printanière, les relations hiérarchiques* entre mâles se tendent, la territorialité* s'accuse; les mâles défendent un statut ou un espace, le territoire*, qui augmente les chances d'attirer, de séduire, de retenir les femelles. Celles-ci font leur choix en fonction des qualités propres des mâles ou de celles du territoire défendu. Des parades de mieux en mieux ajustées doivent alors conduire les partenaires à la copulation de fécondation.

RITUALISATION

Les comportements qui prennent place dans les situations variées des rencontres entre partenaires sociaux, et qui sont sous-tendus par des émotions et combinaisons d'émotions (agressivité, peur, sexualité) peuvent être extrêmement souples et modulables et prendre la forme d'une gamme de réponses mêlées, où les diverses tendances activées se manifestent plus ou moins complètement, ensemble ou successivement (ambivalences simultanée ou successive); en cas de conflit de tendances, surgissent des activités de déplacement* ou de substitution ou encore de redirection sur des objets de remplacement; certaines réponses ne sont qu'ébauchées (mouvement d'intention) alors que d'autres sont plus ou moins complètes. Toutes ces réponses sont chargées d'informations renseignant à tout instant le partenaire ou le rival sur les dispositions de l'acteur. Au cours de

l'évolution, la sélection peut avoir retenu certaines de ces combinaisons pour leur valeur expressive et les avoir intégrées sous une forme exagérée et formalisée dans une séquence à fonction de communication. Dès 1914, HUXLEY a donné le nom de ritualisation à ces processus phylogénétiques de cristallisation des conduites. Il avait en effet été frappé par le caractère rituel* des parades des oiseaux (grèbes, plongeurs, hérons). Il en a précisé les caractères et conditions d'apparition en 1966. La ritualisation implique trois conditions : 1. le comportement est cristallisé dans une forme, une vitesse d'exécution, une amplitude, une intensité toujours identiques (intensité type); il devient non-ambigu; le message est clair; 2. le mouvement ritualisé est modifié par rapport au comportement d'origine; il est exagéré, amplifié, adapté à sa fonction de signal. Il peut se faire que le comportement ritualisé soit devenu tellement symbolique qu'il est difficile de retrouver en lui, si ce n'est par de subtiles comparaisons entre espèces qui ont poussé plus ou moins loin le processus, les comportements souples et modulables de la combinaison d'émotions d'origine; 3. le comportement ritualisé devient indépendant des conflits d'émotion d'origine et relève de son propre système de contrôle et de déclenchement; il est intégré dans un nouveau contexte. Les comportements ritualisés sont le support des cérémonies de parade* régissant la compétition et la coopération intraspécifique.

HUXLEY J.S., 1914 : The Courtship Behaviour of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) : with an addition to the theory of sexual selection. Proc. Zool. Soc. London : 491-562.

HUXLEY J.S. (Ed.) : A Discussion of Ritualization of Behaviour in Animal and Man. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B; Biol. Sc. 772, Vol. 253 : 247-526, 1966.

RITUEL

Le terme rituel s'applique à des manifestations comportementales formalisées, qui se répètent sans altération et sont porteuses, dans leur ostentation comme dans leur stéréotypie, d'une information utile aux relations sociales. On parle du rituel des parades* agonistiques* à une frontière territoriale*, du rituel des parades nuptiales lors de la formation du couple et

de la copulation (voir pariade*). Ces rituels ont pour avantage d'être non équivoques. Ils peuvent se mettre en place progressivement, en une lente finalisation, comme certains chants d'oiseaux qui, parfaitement reconnaissables et répétitifs lorsqu'ils sont achevés, exigent une élaboration mettant en jeu la mémorisation d'un modèle, la production vocale, l'audition des sons produits et leur ajustement au modèle. A côté des rituels qui sont ainsi le fruit de l'éthogénèse, il en existe qui sont devenus des caractères spécifiques aussi stables que les structures morphologiques et qui sont le fruit d'un processus de formalisation phylogénétique, la ritualisation*. Chacun de ces comportements peut s'intégrer dans une séquence donnant lieu à de longues cérémonies dont la mise en place et l'exécution complète exigent toutefois la maturation physiologique de l'acteur. Processus phylogénétique et éthogénétique sont ainsi complémentaires.

SOCIOBIOLOGIE

La sociobiologie est une orientation relativement récente de l'éthologie, née des progrès réalisés depuis 1950 dans les domaines de la dynamique et de la génétique des populations. Elle vise à donner des explications biologiques à l'origine, à la structure et à l'évolution des sociétés et des comportements sociaux, animaux et humains. C'est une biologie évolutive appliquée aux sociétés; elle se trouve au carrefour de l'écologie*, de l'éthologie* (voir aussi éco-éthologie) et de la génétique. Elle a eu le mérite d'attirer l'attention sur la société ou le groupe social en tant qu'entité où prennent place les activités conduisant au succès ou non des individus, notamment à la reproduction; toutefois, elle ne s'intéresse pas aux facteurs immédiats de causalité des comportements sociaux, et se concentre sur les effets à long terme de ceux-ci, et par conséquent sur les conditions de leur sélection. Elle a ainsi pu fournir une explication logique à des comportements en contradiction apparente avec la théorie néo-darwinienne de la sélection, qui veut que l'individu le plus fort survive et se reproduise; or, des observations de plus en plus nombreuses font état de comportements altruistes* où un individu prend

des risques ou s'investit au bénéfice de tiers; selon la sociobiologie, ces partenaires seraient unis par des liens de parenté et l'altruisme serait au service de la propagation de gènes communs (sélection de parentèle). La sociobiologie a été l'objet de vives controverses en raison des a priori idéologiques de ses promoteurs, tel E.O. WILSON, comme de ses détracteurs, les premiers privilégiant les déterminants génétiques, les seconds les niant ou les minimisant.

E.O. WILSON (1975). *Sociobiology : the new synthesis*. Cambridge Mass.

J.Y. GAUTIER (1982). *Socioécologie*. Coll. Bios, Privat, Toulouse.

SOUSSION

La soumission désigne l'état d'un animal qui, dans une relations sociale, en évite un autre qui lui est dominant*. Cette relation dyadique s'est installée initialement à la suite d'un affrontement, devenu rapidement un échange symbolisé de menaces et d'attitudes d'apaisement dès que la primauté de l'un a été admise par l'autre. Une attitude de soumission a pour effet d'inhiber l'agression. Un dominant a en toute occasion une attitude de prestance; un dominé a une attitude effacée. La limite n'est pas nette entre attitude d'apaisement et attitude de soumission. La première prend plutôt place dans les affrontements entre deux rivaux à leurs frontières territoriales; elle s'inscrit dans un jeu subtil d'attitudes mêlées où se reconnaissent des composantes de menace et des composantes d'évitement; ce jeu d'attitudes dissuade et apaise le rival, chacun demeurant chez soi. La seconde survient dans les relations hiérarchiques* de dominance-subordination. Elles ont en commun le fait que les stimuli évoquant l'agressivité (structures et couleurs) sont dissimulés ou détournés. Elle comporte aussi la résurgence de comportements infantiles (quémande* alimentaire) ou rappelant le jeu (chien se roulant sur le dos). Chez les babouins, l'animal qui apaise et exprime sa soumission se présente au dominant dans l'attitude par laquelle la femelle sollicite la monte. En cas d'affrontement véritable, l'animal qui se soumet s'immobilise, se couche, s'offre en quelque sorte à l'agresseur, toutes armes détournées et

cachées (griffes, bec, dents, bois ou cornes); il stoppe ainsi net l'attaque.

TAXIE

Mouvement ou réaction d'orientation, par rapport à une source stimulante ou un champ gradient stimulant, eux-mêmes orientés, des animaux se déplaçant librement dans l'espace. Comme pour les tropismes*, les préfixes *photo-*, *géo-*, *chimio-*, *phono-*, *anémo-*, *hygro-*, *rhéo-* font référence à la nature de la source stimulante, respectivement la lumière, la pesanteur, un agent chimique, le son, le vent, le degré d'humidité, le courant. La taxie est dite positive ou négative selon que l'animal se rapproche ou s'éloigne de l'agent stimulant. D'autres préfixes font référence à la nature du mécanisme en jeu : la *télotaxie* est un déplacement rectiligne pouvant être maintenu par un seul organe récepteur, mais plus fréquemment par la comparaison des perceptions ressenties de manière égale par deux récepteurs disposés symétriquement par rapport à la source. On parle de *tropotaxie* quant les sensations perçues par ceux-ci sont inégales : l'animal ramène l'équilibre par des pivotements du corps et reprend son chemin en ligne droite. Dans la *clinotaxie*, des mouvements d'oscillation du corps permettent, à l'aide d'un seul organe récepteur, de comparer des perceptions successives d'une même source de stimulation sous différents angles et d'en déduire une information directionnelle; ainsi, en vue de la pupaison, les asticots ont une réaction photoclinotactique négative. On appelle enfin *ménotaxie* une orientation transverse selon un angle défini par rapport à la stimulation. La *géophotoménotaxie* est un déplacement selon un certain angle avec l'horizontale par référence à la lumière et à la pesanteur. Tous les cas cités ci-dessus relèvent de la *topotaxie* où la source stimulante est bien localisée. Dans la *phobotaxie* par contre, l'animal a une réaction phobique chaque fois qu'il rencontre un stimulus répulsif et apprend par essais et erreurs à se tenir en dehors d'un champ nocif, sans aucune indication de direction. C'est sur la base de l'observation de tels comportements chez les paramécies que JENNINGS avait contesté la généralité de la théorie de LOEB sur les mouvements orientés obligatoires.

TERRITOIRE

Le territoire est une portion du domaine vital dont un individu, un couple ou un groupe se réservent l'usage : ils le délimitent, en marquent et en surveillent les frontières et le défendent contre les individus de même espèce. L'étendue et les usages du territoire, ses fonctions, sont extrêmement variables selon les espèces; les modalités en sont si variées qu'une définition valable pour tous les cas devrait se limiter à "un espace défendu". Ceci le distingue fondamentalement du domaine vital, qui peut être parcouru successivement par des congénères par ailleurs cantonnés, et qui y exploite à tour de rôle des ressources communes. L'étendue du territoire varie selon ses fonctions. Il en existe qui sont stables pendant toute l'année, et qui couvrent tous les besoins des propriétaires, se confondant quasi avec le domaine vital; la plupart servent à la reproduction, soit à l'appariement seulement, comme les petits territoires en grappe des tétras et des cobs parmi lesquels la femelle fait son choix, soit à l'élevage des jeunes; chez les oiseaux de mer, qui trouvent des ressources illimitées dans l'océan, le territoire se circonscrit à l'espace que la couveuse peut atteindre par l'extension maximum du cou ! Les colibris et les nectarins défendent des fleurs; les bergeronnettes se réservent un territoire d'alimentation hivernal le long des berges. Les territoires sont en général très stables et les animaux y demeurent attachés, de telle sorte que d'une année à l'autre, dans une population équilibrée, le parcellaire territorial demeure inchangé. En cas de décès d'un propriétaire, un animal non cantonné occupe sans tarder les lieux et adopte les frontières du disparu. De grands bouleversements peuvent s'observer en cas de forte mortalité et de renouvellement de la structure d'âge de la population. L'espacement des animaux les plus aptes à se cantonner et à se défendre assure une répartition équitable des ressources de l'habitat entre les sujets les plus performants.

TERRITORIAL

La territorialité est, avec la hiérarchie*, un des principes de base de la

structuration des sociétés animales. Elle est attestée chez des crabes, araignées et libellules, chez certains poissons, anoures et lézards, chez de nombreux oiseaux et maints mammifères. L'usage exclusif, pour la nourriture ou la reproduction, d'un espace dont sont exclus les congénères rivaux, implique que le candidat propriétaire le délimite, le surveille, le défende. L'avantage va généralement au premier occupant, qui est le premier arrivant, ou qui remplace un manquant; il connaît en effet mieux que quiconque les possibilités de son canton et y est dominant sur tous les autres, à condition de ne pas en sortir, auquel cas la situation s'inverse. Sur un territoire de reproduction, le mâle doit affirmer sa présence, à la fois pour repousser les rivaux et attirer les femelles; son comportement est ainsi un mélange d'ébauches d'attaques, de défenses et d'invites sexuelles. Les poissons et lézards s'affichent en exhibant des colorations brillantes; les oiseaux proclament leur chant territorial, du sol, d'un perchoir ou en vol selon les milieux; les mammifères déposent des signaux odorants : sécrétions glandulaires, urine, fèces. L'animal territorial est affairé et exhibitionniste; il se dépense sans compter. Maître chez lui, il jouit des avantages de la territorialité. Mais l'entreprise a ses inconvénients et ses risques : il est guetté par le stress et s'expose aux prédateurs. Entre voisins s'installe progressivement une paix des propriétaires, mais l'apparition d'intrus entraîne une recrudescence de la rivalité. En cas de forte pression de population, la mortalité peut être forte et le taux de remplacement important. La territorialité s'inscrit dans la compétition intraspécifique. Il est des cas où des espèces très proches d'ictéridés américains, de plocéidés africains ou de roussettes européennes s'excluent de leur territoire respectif.

TROPISME

Croissance orientée dans l'espace, chez les végétaux et les animaux sessiles (bryozoaires, ascidies, octocoralliaires) sous l'influence d'une source stimulante ou d'un champ gradient stimulant eux-mêmes orientés. Un haricot, maintenu à la surface de l'eau, dans un verre placé près d'une fenêtre, germe et développe une tige qui pousse vers le haut et s'incurve vers la

lumière (phototropisme positif et géotropisme négatif) tandis qu'une racine pousse vers le bas et s'écarte de la fenêtre (phototropisme négatif et géotropisme positif). L'observation de ces mouvements forcés, auxquels la plante ne peut se soustraire, avait conduit J. LOEB (1859-1924), renouant avec la théorie cartésienne de l'animal-machine, à formuler une théorie

des tropismes selon laquelle tous les comportements sont des mouvements orientés, c'est-à-dire des tropismes assimilables à des sommes de réflexes. La généralité abusive de cette théorie ne doit pas masquer que la plupart des mouvements et des conduites comprennent des composantes d'orientation répondant à des informations directionnelles (voir taxis et cinèse).