

ÉDITORIAL

Les niveaux d'échelle dans l'étude du comportement et leurs intrications

Scale levels in the study of behaviour and their interactions

Le chercheur peut, selon ses affinités et ses préoccupations, envisager d'étudier le comportement à l'un ou l'autre niveau d'échelle : l'espèce, l'individu, le groupe social...

L'espèce et l'individu

Pour les uns, évoquer un animal renvoie à l'**espèce**, étalon de référence des zoologistes. À l'origine, cet étalon s'identifiait au premier spécimen décrit, le type ou holotype chez les espèces sexuées, le paratype étant le premier spécimen décrit du sexe opposé à celui de l'holotype. L'ensemble des spécimens se rapportant à ceux-ci, sur une base essentiellement descriptive, était attribué à l'espèce considérée. Sous cette acception fixiste, l'espèce était l'objet privilégié des études zoologiques. Son étude était considérée comme un but en soi ; les individus d'une espèce donnée étaient décrits comme agissant « dans le but de la perpétuation » de celle-ci.

D'un autre côté, des chercheurs s'intéressant à l'Homme et de ce fait plus conscients de la variabilité du comportement, et qui souhaitaient élucider les mécanismes de l'apprentissage, de l'acquisition de nouvelles habitudes et de leurs modifications par l'expérience, ont jeté les bases de la psychologie expérimentale en recourant à des animaux. Nombre d'entre eux, se focalisant uniquement sur l'**individu** et ses aptitudes propres, ont péché en négligeant toute référence précise à l'espèce utilisée. Certains se sont même contentés de se référer à une entité aussi vaguement définie, par exemple, que « chez l'animal », dont il existe des centaines de milliers d'espèces différentes, ou « chez le singe » dont il existe encore pas moins de quelque 200 espèces, certaines pesant quelques dizaines de grammes, d'autres allant jusqu'à 200 kilos !

La notion d'espèce, fixiste au départ, a fort évolué au fil du temps. La variabilité des caractères de la progéniture de mêmes parents qu'avait soulignée DARWIN, l'énoncé par MENDEL des règles de l'hérédité, l'élucidation par VAN BENEDEK des mécanismes de la reproduction par voie de sexualité (réduction chromosomique à la méiose ; apport chromosomique égal du spermatozoïde et de l'ovule dans la formation d'un nouvel être lors de la fécondation), la confirmation enfin de ces mécanismes au niveau moléculaire ont révélé la recombinaison, régulièrement renouvelée et redistribuée, des gènes et des caractères de l'espèce. D'entité figée au départ, celle-ci fut comprise alors comme une entité biologique en évolution, rassemblant tous les individus susceptibles de se

reproduire entre eux et de produire des descendants eux-mêmes interféconds (cette définition n'exclut pas, notons-le, des espèces se perpétuant occasionnellement ou saisonnièrement par voie de parthénogenèse, comme nombre d'invertébrés et même certains amphibiens et reptiles). Sous cet angle, l'**individu** prend toute son importance. Il est une combinaison unique et particulière — jumeaux homozygotes mis à part — du *pool* de gènes, et donc de caractères, de l'**espèce**.

Un individu se définit donc nécessairement par rapport à l'espèce, dont il est un phénotype unique, parmi toutes les combinaisons qu'elle autorise. Il est le résultat du brassage des combinaisons de gènes dont ses ascendants étaient porteurs, partagés et réassortis à chaque génération. Les contraintes de son appartenance à une espèce et de sa lignée ancestrale propre pèsent sur lui et le déterminent. Commence alors, au départ de cette détermination génétique, son histoire personnelle, au cours de l'embryogenèse, de l'organogenèse, de l'affinement de ses compétences anatomo-physiologiques, de son éthogenèse. Cette dernière s'édifie au fur et à mesure que se développent ses interactions avec son environnement physique et biologique. Un individu, considéré à un moment donné, est donc un système biologique de structures et de fonctions, c'est-à-dire d'exigences et d'aptitudes, déterminées par l'histoire de l'espèce et par son histoire personnelle (contraintes phylogénétiques et ontogénétiques, potentialités, expériences et acquisitions).

Vivre, survivre, se reproduire

Un quelconque sujet d'une espèce donnée se trouve devant des besoins et des nécessités. Il faut vivre, survivre, et se reproduire : vivre, c'est-à-dire s'alimenter ; survivre, c'est-à-dire ne pas tomber soi-même sous la dent ou la griffe d'un autre ; se reproduire, c'est-à-dire rencontrer et séduire un partenaire de sexe opposé et se survivre au travers de ses descendants, partiellement car on ne lègue à chacun de ceux-ci que l'équivalent d'un génome, c'est-à-dire une moitié de soi-même, et différente pour chacun.

Si j'en reviens à la définition lapidaire du comportement — l'ensemble des conduites par lesquelles un animal résout les problèmes que lui pose son environnement —, les **adaptations comportementales** sont des compromis entre les contraintes spécifiques et individuelles d'une part, et celles du milieu d'autre part. Celles qui maximalisent le succès, y compris au travers des générations successives, sont appelées stratégies : stratégies alimentaires, stratégies anti-prédatrices, stratégies de reproduction. Elles sont évaluées en termes de coûts (pertes énergétiques et risques physiques) et de succès ou réalisation d'objectifs (gains énergétiques, gains de temps, nombre de descendants).

Le groupe social

La question se pose ici de savoir s'il est avantageux de se débrouiller seul, ou de s'associer à des congénères, ce qui pose le problème de la compéti-

tion, chère aux écologistes, et celui de la coopération, tout aussi chère à l'éthosociologie. Entre l'individu et l'espèce, fait ainsi irruption le **social**, abondamment documenté en éthologie. Ses exemples vont de la simple agrégation d'une foule de sujets occupant un même milieu ou exploitant une même ressource abondante, aux sociétés structurées où le sujet est totalement dépendant de l'activité de l'ensemble : un termite, une abeille sont inviables en dehors de leur colonie ; un chimpanzé isolé est-il encore un chimpanzé ?

Les écologistes ont souvent considéré les individus comme des consommateurs anonymes : les individus seraient interchangeables et sont en concurrence pour les ressources. Il ne manque pourtant pas d'exemples où vivre en société favorise la détection, et même l'exploitation et la défense des ressources. De plus, vaquer à la recherche de nourriture et s'alimenter en groupe favorisent la détection, l'avertissement, l'évitement et même le harcèlement et la mise en fuite des prédateurs. Trouver un partenaire de reproduction est plus commode dans un groupe, même si la concurrence y règne. Un point important ici est que chacun agit en fonction de ses besoins, et que la société est un compromis entre la triple obligation individuelle de vivre, survivre et se reproduire, obligation qui anime également les autres. Dans les formes de sociétés les plus simples, les interactions sont régulées surtout par des émissions de messages chimiques, les phéromones, et de signaux visuels et sonores, entraînant des réponses ajustées. Dans les formes plus évoluées de sociétés et chez les espèces supérieures, oiseaux et mammifères, et en particulier chez les carnivores et les primates, les relations sont régies par de perpétuelles négociations, alliances, conflits plus ou moins contrôlés et réconciliations impliquant une reconnaissance fine des partenaires et des antécédents de chacun. La psychologie comparative et cognitive, étudiant la gestion de ces acquisitions, fait des percées en ces domaines.

Dès lors que la société est le lieu où se rencontrent les partenaires sexuels, ses modalités, règles et contraintes vont déterminer le succès individuel et global de la reproduction, et le niveau de densité de la génération suivante. Celle-ci constituera le cadre démographique nouveau où évolueront alors les groupes sociaux et les individus les composant : concurrents, partenaires ou associés. L'importance des contributions individuelles à la reproduction aura évidemment un effet sur la composition du *pool* de gènes de la nouvelle génération, de ses populations, et en définitive, de l'espèce, qui y trouvera éventuellement le réservoir de variabilité permettant de s'adapter à des changements ou de conquérir de nouveaux espaces, en deux mots, de se perpétuer, le cas échéant en changeant. Au sein des groupes sociaux enfin, les trouvailles et innovations de l'un ou l'autre sujet, avantageux en termes de gain énergétique, ont l'occasion de se répandre au sein du groupe, dont ils deviennent des caractéristiques protoculturelles. Par l'avantage compétitif acquis, les sujets partageant ces innovations et en bénéficiant peuvent augmenter leurs chances de survie et leur succès reproducteur, pesant ainsi davantage sur la structure génétique de la génération suivante. Cette émergence du culturel rétroagit donc sur le génétique... **Culture et génétique** sont bien interdépendantes.

La communauté, la biocénose, l'écosystème

Le destin des individus d'une espèce, et donc le destin de celle-ci elle-même, ne doivent pas seulement être envisagés au niveau des groupes sociaux ou des sociétés. Ils dépendent aussi des autres espèces animales composant cette communauté interactive qu'est la **biocénose**, dont les composantes partagent ou chevauchent une gamme d'habitats, les uns et les autres formant l'ensemble dynamique qu'est l'**écosystème**. Il y a en effet des compétitions entre espèces dont les habitats et les niches se chevauchent ou se superposent. Selon la diversité spécifique des écosystèmes, le gradient écologique de chacun peut se restreindre ou s'élargir. De même, les membres d'une espèce se reconnaissent entre eux en fonction de besoins physiologiques identiques, d'une réactivité comparable aux synchroniseurs nyctéméraux et saisonniers, d'un registre de signaux et moyens de détection communs. Des espèces proches parentes ont tendance à restreindre l'éventail de leurs signaux et parades quand elles vivent en sympatrie, à l'élargir lorsqu'elles sont séparées. Il y a aussi des associations plurispécifiques, occasionnelles ou recherchées — d'oiseaux, de singes, d'antilopes — favorisant l'accès aux ressources, leur exploitation, ainsi que l'évitement des prédateurs. L'évaluation des avantages et des contraintes y est souvent difficile à réaliser. Elle fait partie de la compréhension du fonctionnement de l'ensemble. Tout ce qui se passe dans un écosystème se répercute sur chaque individu de chaque espèce. Tout ce que fait chaque individu de chaque espèce contribue à déterminer l'ensemble. Chaque partie de l'ensemble influence celui-ci et est déterminée par lui. Qu'une espèce disparaisse, et c'est l'économie du tout et le sort de chacun qui s'en trouvent modifiés.

Pour conclure :

De nombreuses théories ont fleuri, qui abordent l'explication en éthologie au niveau de l'espèce, ou de l'individu, ou de la société ; elles privilégient tantôt le poids de la phylogenèse, ou l'égoïsme de l'individu, ou la contrainte du milieu. Quel que soit le niveau d'attaque des recherches ou des réflexions, il ne faut jamais perdre de vue ce continuum dont les niveaux s'influencent mutuellement : **l'individu, la société, la population, l'espèce, la communauté et la biocénose, l'écosystème** enfin.

C'est dans le souci d'illustrer la diversité des approches et opinions des chercheurs, et la diversité des stratégies et des tactiques du vivant pour vivre, survivre, et se reproduire, que j'ai sélectionné les contributions à l'éthosociologie animale et humaine qui composent cette première série de textes. Ils émanent de collègues conférenciers invités et de membres et collaborateurs du Service d'Éthologie de Liège qui, au cours de l'année écoulée, les y avaient présentés publiquement. Je les remercie de leur collaboration.

J.Cl. RUWET
31 janvier 2000