

Université de Bourgogne
Université de Montréal

Épistémologie historique de l'étude du comportement animal

par
Jean-Sébastien Bolduc

ED 491 – « Langages, Idées, Sociétés, Institutions, Territoire » (LISIT)
Université de Bourgogne

Département de Philosophie
Faculté des Arts et des Sciences
Université de Montréal

Thèse présentée à la Faculté des Arts et des Sciences
en vue de l'obtention du grade de docteur
en philosophie

© Bolduc, 2009

Université de Montréal
Faculté des Arts et des Sciences

Université de Bourgogne
ED 491 – « Langages, Idées, Sociétés, Institutions, Territoire » (LISIT)

Cette thèse intitulée :
**Epistémologie historique de l'étude
du comportement animal**

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Frédéric Bouchard (ass. prof. à l'Université de Montréal)
Président du jury

Gérard Chazal (prof. émérite à l'Université de Bourgogne)
Directeur de recherche

François Duchesneau (prof. à l'Université de Montréal)
Directeur de recherche

Frank Cézilly (prof. à l'Université de Montréal)
Directeur de recherche

Jean Gayon (prof. à l'Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne)
Rapporteur

Thierry Hoquet (maître de conférences et HDR à l'Université Paris Ouest Nanterre)
Rapporteur

Résumé

Dans cette enquête nous entreprenons d'explorer la notion de comportement animal telle que l'exprime une discipline contemporaine, l'écologie comportementale. Afin de procéder à l'examen d'une notion aussi complexe, positionnée dans un contexte étroit, nous développons et utilisons un outil d'investigation : l'épistémologie historique. De façon générale, cet outil consiste à intégrer en une seule démarche les perspectives d'investigation diachronique et synchronique sur un même thème. Ainsi, pour procéder à l'examen de la notion de comportement animal, nous puisons d'abord dans l'histoire récente de l'écologie comportementale. Nous nous intéressons plus particulièrement à sa filiation avec l'éthologie classique et, après avoir reconstitué la trame historique qui unit les deux disciplines, nous procédons à leur comparaison. Cette seconde étape de notre épistémologie contribue à mettre en évidence plusieurs différences critiques dans la conception du comportement animal qu'endosse chacune des disciplines. Ces distinctions, en faisant ressortir la spécificité de l'écologie comportementale, nous permettent ensuite de nous intéresser à la notion de comportement animal à travers les approches principales que cette discipline mobilise. Ultiment, nous élaborons deux définitions de la notion de comportement animal. La première reflète le statut ontologique du comportement dans la discipline, alors que la seconde correspond à la conception qui se dégage de la pratique des écologues.

Mots clés : écologie comportementale, éthologie, comportement animal, instinct, Tinbergen, Lorenz, philosophie, biologie

Summary

In this inquiry I undertake to explore the notion of animal behaviour as it is expounded in a contemporary field of inquiry: behavioural ecology. In order to carry out an analysis of such a complex notion, localized in a very narrow context, I design and use a specific tool of investigation called “historical epistemology”. Simply understood, this tool consists in the integration of diachronic and synchronic perspectives of investigation into a single approach to investigate a circumscribed theme. So, in order to proceed to the analysis of the notion of animal behaviour, I first draw into the recent history of behavioural ecology. I take special interest in its filiation with classical ethology and, after having reconstructed the historical frame that links the two fields together, I proceed to compare them. This comparison, the second step of my epistemology, is used to highlight the characteristics of the animal behaviour conceptions put forward by the two scientific disciplines. These distinctions, bringing to the fore the specificity of behavioural ecology, then allow me to scrutinize the notion of animal behaviour as it is instantiated in the main approaches mobilized by the discipline (especially what I identifies as the “phenotypic adaptationist”, the “phenotypic structural”, the “comparative” and the “by reduction” approaches). Last, I design two definitions of the notion of animal behaviour. The first one reflects the ontological status of the notion in this field of investigation, whereas the second corresponds to the conception underlying behavioural ecologist practices.

Key words: behavioural ecology, ethology, animal behaviour, instinct, Tinbergen, Lorenz, philosophy, biology

Table des matières

RESUME	i
TABLE DES MATIERES	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures.....	vi
REMERCIEMENTS	viii
CHAPITRE I INTRODUCTION	1
1.1 Le thème de l'investigation	1
1.2 Le plan de la démarche	5
1.3 Précisions d'ordre lexical	10
CHAPITRE II PERSPECTIVE HISTORIQUE	16
2.1 Introduction.....	16
2.2 Institution et premiers modèles	17
2.3 Critiques.....	23
2.4 Transformations et transition.....	33
2.5 L'événement Sociobiology.....	46
2.6 Démarcation.....	51
2.7 Domaine de transition.....	54
CHAPITRE III ELEMENTS D'EPISTEMOLOGIE	60
3.1 Introduction.....	60
3.2 Les modes d'investigation	63
3.3 La classification	70
3.4 L'expérimentation	78
3.5 La modélisation.....	91
i. Le modèle	93
ii. La modélisation	104
CHAPITRE IV ETUDES DE CAS	123
4.1 Introduction.....	123
4.2 Cas 1: L'étude de la danse des abeilles par Karl von Frisch	128
4.3 Cas 2: L'étude de l'enlèvement des fragments de coquilles d'œuf par Nikolaas Tinbergen	135
4.4 Cas 3 : Les travaux sur l'imprégnation de Konrad Z. Lorenz	140
4.5 Cas 4 : L'étude des décisions dans l'exécution d'une séquence de mouvements par Marian et Richard Dawkins	147
4.6 Cas 5 : L'étude de la distribution spatiale associée à la reproduction par Geoffrey A. Parker	159
4.7 Cas 6 : L'étude de la manipulation parasitaire par Manuel Berdoy	169
4.8 Quelles approches pour l'étude du comportement animal en milieu naturel ?.....	175

CHAPITRE V	OBJETS ET METHODES	183
5.1	<i>Introduction</i>	183
5.2	<i>Distinctions d'ordre technique</i>	183
5.3	<i>Distinctions d'ordre épistémologique</i>	187
5.4	<i>Les représentations du comportement</i>	190
5.5	<i>Les hypothèses de travail</i>	194
5.6	<i>La structure des modélisations</i>	198
CHAPITRE VI	PRINCIPES ARCHITECTONIQUES.....	214
6.1	<i>Introduction</i>	214
6.2	<i>Le comportement en regard de l'environnement de l'organisme</i>	215
6.3	<i>La démarche anthropocentrique de l'étude du comportement animal</i>	219
6.4	<i>Le schème causal et l'étude du comportement</i>	229
6.5	<i>L'individuation dans l'étude du comportement animal</i>	250
6.6	<i>La notion de comportement animal</i>	271
CHAPITRE VII	L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE	278
7.1	<i>Introduction</i>	278
7.2	<i>L'approche phénotypique mécaniste</i>	279
7.3	<i>L'approche phénotypique adaptationniste</i>	285
7.4	<i>L'approche phénotypique structurale</i>	299
iii.	La sélection sexuelle	300
iv.	L'optimisation 308	
v.	Les stratégies d'histoire de vie et les syndromes comportementaux 315	
7.5	<i>L'approche comparative</i>	322
7.6	<i>L'approche par réduction</i>	328
7.7	<i>Quelle définition pour le comportement animal ?</i>	337
CHAPITRE VIII	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	344
BIBLIOGRAPHIE	349

Liste des tableaux

- Tableau 1 :** Petit lexique déclinant le vocabulaire utilisé pour traiter des modes d'investigation dans la suite de ce travail..... **70**
- Tableau 2 :** Décomposition des modalités d'étude du comportement selon deux axes : la conception traditionnelle et la conception causale. **232**

Liste des figures

- Figure 1 :** Représentation schématique des principales démarches ayant contribué à la constitution de l'écologie comportementale. 44
- Figure 2 :** Représentation schématique du modèle verbal de la communication des abeilles. 131
- Figure 3 :** Courbes représentant la hauteur des yeux du poussin (cm) en fonction du temps (sec.) au cours de séances d'abreuvement. A. Courbe théorique dans laquelle sont décrites les quatre phases (I-IV) de la séquence : I le temps de latence entre deux séquences, II la descente du bec, III l'abreuvement et IV la montée du bec. B. Courbe théorique sur laquelle sont superposées deux courbes représentant chacune une observation réelle.. 150
- Figure 4 :** Courbes représentant la hauteur des yeux du poussin (cm) en fonction du temps (sec.) au cours de séances d'abreuvement. La zone ombrée représente les instants où l'incertitude tombe sous un certain seuil.. 153
- Figure 5 :** Représentation schématique du cycle de reproduction complexe d'un parasite dans le système *Polymorphus* – *Gammarus lacustris* – oiseaux. 170
- Figure 6 :** Représentation schématique des types de cohérence structurelle pouvant être associés aux modélisations..... 209
- Figure 7 :** Représentation d'un centre d'énergie spécifique dans lequel trois stimuli hypothétiques peuvent être intégrés. L'énergie spécifique s'accumulant dans le centre est susceptible d'être dissipée par une « activité standard » ou une « activité de déplacement »..... 226
- Figure 8 :** A. Illustration de l'emphase de Tinbergen sur l'importance de l'investigation de certaines facettes du comportement. B. Extension des idées de Tinbergen. En noir : description de la méthode éthologie. En bleu : intégration des données taxonomiques (pour les éthologues) ou phylogénétiques (pour les écologues) dans l'étude d'une séquence. En rouge : introduction de l'approche adaptationniste. Le sens des flèches s'accorde avec le schème causal de l'investigation du comportement, et non pas l'orientation effective des investigations particulières..... 239

A mon petit éclat de soleil...

Remerciements

La rédaction d'une thèse implique un parcours scientifique et humain exigeant. Tout au long des quatre dernières années, plusieurs personnes ont contribué à ce que mon cheminement soit ce qu'il a été et, ultimement, qu'il culmine en un examen de doctorat. Il m'est difficile de spéculer sur ce qu'aurait été le résultat de mon travail si, par quelque concours de circonstance, ma trajectoire n'avait pas croisé celle de certaines d'entre elles. Je me plais à penser qu'il eut été non seulement différent, mais aussi moins riche. Quoi qu'il en soit, j'ai reçu de ces personnes beaucoup plus que ce dont pourront attester ces quelques lignes de remerciements.

Les professeurs Frank Cézilly, Gérard Chazal et François Duchesneau sont les personnes à qui ce travail est le plus redevable. Ce n'est ni par révérence pour leur fonction, ni par respect pour la tradition universitaire que je désire leur adresser mes remerciements les plus sincères. Plutôt, je souhaite souligner la générosité avec laquelle ils m'ont encadré, les encouragements qu'ils m'ont prodigué tout au long de cette aventure et les formidables opportunités qu'ils m'ont offertes. A plusieurs égards, j'ai été un doctorant chanceux.

Je tiens aussi à remercier les professeurs Frédéric Bouchard, pour les conseils judicieux qu'il m'a offerts lorsque je l'ai sollicité, et Pierre Guénancia, pour le soutien indéfectible qu'il m'a apporté pendant toute la durée de mon séjour à Dijon.

Sans les structures qui m'ont accueilli, aussi bien à l'Université de Montréal qu'à l'Université de Bourgogne, mon travail n'aurait sans doute pas été ce qu'il est sans leur support. A ce titre, je tiens à remercier tout particulièrement l'UMR Biogéosciences de l'Université de Bourgogne. L'accueil qui m'y a été offert est inestimable. Mes remerciements, donc, au directeur de l'unité, Pascal Neige, et au chef du laboratoire dans lequel j'ai été intégré, Thierry Rigaud. Mes pensées amicales vont bien sûr à mes camarades de rigolade, de ripaille et de discussion (selon un ordre topologique) : Maria, Alouex, Seb, Thierry, Marie-Jeanne, Rémi, Loïc, Jérôme, Karine, Morgan, Yannick, Stéphane, Paul. Un clin d'œil tout particulier pour FX qui a héroïquement partagé son bureau avec moi. Merci à vous tous.

Je remercie également mes camarades dijonnais de longue date, injustement négligés dans la dernière année : Nuria, Luigi, Damien, Delphine, Gérald et Aurélien. Votre amitié précieuse a souvent été un baume.

Enfin, mes remerciements les plus tendres et les plus affectueux vont à celle que j'aime le plus au monde. Nadège, ta patience, ton humour et ton sourire ont été pour moi le plus sûr des soutiens.

Ce projet a pu être réalisé grâce aux soutiens financiers suivants (par ordre d'importance) : FQRSC, fond de recherche du Prof. François Duchesneau, UMR Biogéoscience de l'Université de Bourgogne, Ministère des affaires étrangères du Québec, l'Université de Montréal et le Centre Georges Chevrier de l'Université de Bourgogne.

And it is my conviction, based on some personal experience, that there is no other discipline which gives the student such an insight and grasp of fundamentals in the philosophy of biology as does the first-hand study of animal behavior.

Raymond Pearl (1922)

Chapitre I

Introduction

1.1 Le thème de l'investigation

Dans ce travail de réflexion, nous entreprenons l'analyse d'un phénomène naturel qui n'a rien de trivial. Avec des ramifications dans les domaines de la morale, de la métaphysique et de la science, la notion de comportement animal se déploie sur un territoire d'une immensité intimidante. Considérant que le fait d'aborder cette notion revient, en quelque sorte, à nous intéresser à ces nombreux traits qui caractérisent l'espèce humaine, nous ne pouvons guère nous laisser surprendre par la complexité et la difficulté de l'entreprise. A vrai dire, si la possibilité de saisir l'ensemble de ce qu'implique le comportement animal n'est pas en soi une vaine prétention, elle soulève d'importantes questions au sujet des conditions de sa réalisation éventuelle. Dans tous les cas, l'analyse de la notion de comportement animal impose à qui s'y engage une certaine circonspection.

Bien avant d'éprouver les limites de notre propre connaissance, de nos investissements cognitifs, il semble donc indispensable que nous adoptions une perspective pour notre investigation. Ne pouvant embrasser d'un seul mouvement de la pensée le territoire sur lequel se déploie la notion de comportement animal, il importe de nous positionner, de prendre la mesure de ce qu'implique cette option et, finalement, de procéder à notre analyse de ce paysage restreint qui s'offre à nous.

La perspective que nous privilégions pour cette réflexion est celle de la science. De façon prévisible, l'approche que nous envisageons doit impérativement être précisée. En effet, de toutes les disciplines susceptibles de satisfaire à la qualification « science du comportement », c'est en regard de l'une seule d'entre elles que nous comptons diriger notre enquête : l'écologie comportementale. Notre choix peut sembler arbitraire car, a priori, plusieurs autres domaines d'investigation auraient sans doute permis de circonscrire la notion de comportement animal. Il suffit de songer à des champs de recherche tels que la neurophysiologie ou la psychologie expérimentale. Il semble donc indispensable que nous justifions sommairement notre parti pris en faveur de l'écologie comportementale.

En fait, la mise en place de ce projet –et l'adoption de notre perspective particulière– ne repose pas sur une évaluation rationnelle et exhaustive de l'ensemble des options disponibles pour traiter de la notion de comportement animal. Pour justifier notre choix, il faut d'abord mentionner la formation en toxicologie environnementale que nous avons reçue avant de nous initier à la réflexion philosophique. Cette formation a directement contribué à limiter les thèmes d'investigation qui s'ouvraient à nous pour un travail de thèse de doctorat. Notre maîtrise des sciences biologiques et, avouons-le, nos importantes lacunes en histoire de la philosophie et en métaphysique, ont fortement déterminé l'angle selon lequel nous étions susceptible d'élaborer un travail de réflexion. Pour autant, ces contraintes ne suffisent pas à expliquer pourquoi nous nous sommes intéressés à la notion de comportement animal et à l'écologie comportementale. Pour le comprendre, il faut admettre la contingence d'une rencontre sur le campus de l'Université de Bourgogne. En effet, c'est au détour d'activités consacrées à l'histoire et à la philosophie des sciences que nous avons rencontré le Prof. Frank Cézilly, écologue du comportement animal. A travers son enthousiasme pour l'écologie comportementale et l'épistémologie, il a su nous faire entrevoir toute la richesse philosophique d'un thème comme celui du comportement animal. Cette rencontre n'aurait certainement pas eu le même impact sur notre choix si elle n'avait pas été accompagnée par ce que nous estimions à l'époque être un impératif méthodologique fondamental pour mener à bien notre projet : la possibilité de bénéficier de la proximité d'une équipe scientifique performante. A notre sens, il n'était pas envisageable d'entamer une démarche sur un objet que nous considérons a priori comme

scientifique, sans un contact étroit avec l'une des disciplines qui en conduisent l'étude. L'écologie comportementale était donc une option pragmatique, et une préoccupation supplémentaire nous a confortés dans ce choix.

Cette préoccupation, de nature épistémique –c'est-à-dire en rapport direct avec la connaissance de notre objet–, concernait le statut accordé à la notion de comportement animal. Si au départ nous n'avions qu'une vague intuition quant à la façon dont devait être abordée son investigation scientifique, notre propre curiosité allait certainement du côté de l'étude du comportement d'organismes « entiers », et non pas uniquement de mécanismes biochimiques de la cognition. A notre sens, c'était là l'une des approches les plus pertinentes pour comprendre le comportement animal en tant que caractéristique spécifique d'organismes intriqués à leur milieu, parties d'un système plus complexe d'entités. La perspective conférée par l'écologie comportementale permettait non seulement cette conception mais, encore, elle imposait que notre réflexion à prétention scientifique intègre la question de l'évolution du comportement. Parce qu'elle rassemble et articule les thèmes fondamentaux du comportement, de l'environnement et de l'évolution, la discipline nous est apparue comme étant un formidable champ d'investigation philosophique.

L'origine de notre projet en partie éclairée, nous ne pouvons faire abstraction de l'importante difficulté épistémologique à laquelle nous avons été confrontés. En effet, dès la mise en place de notre analyse, et quelle que soit la discipline pour laquelle nous aurions pu opter, une question de choix méthodologique s'est rapidement imposée à nous : comment aborder la notion complexe de comportement animal, et être exhaustif à ce sujet, dans le cadre d'une discipline qui nous est contemporaine ? Deux approches générales étaient accessibles. La première, que nous avons écartée, aurait consisté en un examen rigoureux du corpus théorique de la discipline, des méthodes d'investigation utilisées, ainsi que des résultats générés. Cette approche méthodologique, requérant des analyses serrées de textes scientifiques contemporains, aurait tablé sur la seule discursivité : nulle possibilité de laisser de côté certaines régions de l'écologie comportementale puisque l'analyse de la notion de comportement animal se veut a priori dirigée par la discipline. Afin de comprendre l'approche alternative que nous avons choisie, il importe de méditer un instant

cette contrainte, moins banale qu'il n'y paraît. D'abord, l'éventuelle prétention de pouvoir circonscrire la discipline et ses régions se heurte rapidement au problème de la définition. Comment, en effet, choisir le portrait le plus représentatif de l'écologie comportementale sans effectuer une coupe artificielle dans le temps ? La discipline est active et féconde, si bien que ses cadres théoriques, aussi bien que les thèmes d'investigation privilégiés, évoluent avec rapidité. Il semble donc risqué de spéculer au sujet des éventuelles similitudes entre le portrait actuel de la discipline et celui de demain. De façon corrélée, il n'est pas aisé d'entreprendre la démarche inverse, et de nous intéresser à l'écologie comportementale dans la structure de son évolution historique. En fait, si la discipline est active et féconde c'est, notamment, parce qu'elle est de constitution récente. Ainsi, à la difficulté de saisir la discipline sous son organisation et son orientation actuelle s'ajoute celle d'établir un « acte de naissance » à partir duquel pourrait être fondé l'analyse de la discipline et de son objet. La possibilité même de cerner la notion de comportement animal au sein de l'écologie comportementale apparaît donc interdire l'usage du portrait, d'une épistémologie synchronique.

Cette option écartée, il nous reste encore la seconde démarche, à savoir celle qui s'intéresse au caractère dynamique de la discipline. C'est précisément la voie que nous entreprenons avec l'approche méthodologique que nous comptons développer dans ce travail. A plusieurs égards, il serait sans doute possible de qualifier notre démarche d'historique. Toutefois, une telle qualification ne saurait rendre justice à notre projet, non plus qu'à ceux de l'historien ou du philosophe versé à l'épistémologie. La première partie de l'intitulé de notre travail, *Epistémologie historique*, ne traduit pas autant un malaise que la difficulté à inscrire notre réflexion sous une étiquette plus limpide et plus modeste. Notre approche tablera donc sur une partie très limitée de l'histoire de l'étude du comportement animal. En fait, toute la démarche que nous entreprenons s'appuie sur une hypothèse méthodologique précise, à savoir que la possibilité de saisir la notion de comportement animal dans la pratique de l'écologie comportementale, tout en prenant en considération la dynamique qui anime actuellement ce champ d'investigation, repose, dans une large mesure, sur la compréhension de l'histoire récente de l'élaboration du comportement

animal comme objet scientifique. Cette *histoire récente*, nous l'entendons dans un sens précis : il s'agit de l'histoire locale et relativement bien développée de l'éthologie.

1.2 Le plan de la démarche

Ainsi donc, l'approche la plus directe de la notion de comportement animal, du moins telle qu'elle est aujourd'hui incarnée dans l'écologie comportementale, demeurerait de nature rétrospective ? Pour étayer cette hypothèse, et apporter quelque sommaire justification à notre démarche, il importe de souligner la filiation, à la fois historique et épistémologique, de l'écologie comportementale et de l'éthologie. Bien que ce lien entre les deux disciplines puisse être envisagé selon différents angles, il suffit, dans un premier moment, d'en souligner le rôle central dans notre démarche d'investigation. D'ailleurs, l'idée de la filiation n'est pas une remarque d'une très grande originalité puisque plusieurs auteurs en ont déjà apprécié certains éléments¹. De façon plus explicite, E. O. Wilson, dans son opus de 1975, a même formulé une prophétie voulant que l'éthologie soit amenée à être subsumée sous deux domaines scientifiques indépendants, mieux circonscrits et complémentaires². Selon cette prédiction, pour l'essentiel réalisée depuis, l'éthologie devait progressivement être intégrée, d'une part, au sein de l'étude mécanistique des systèmes nerveux, socles physiologiques des comportements individuels et, d'autre part, au sein de l'étude des relations entre comportement et environnement, aussi bien d'un point de vue social que strictement écologique, individuel que populationnel. Ainsi, selon cette hypothèse, la discipline devait progressivement céder le pas à la neurobiologie et à la sociobiologie, tout en demeurant l'outil apte à maintenir une passerelle entre ces deux vastes domaines³. Quant à l'écologie comportementale, à peine constituée comme discipline à l'époque, et en tant qu'elle incarnait l'étude du comportement en fonction de paramètres écologiques, elle se trouvait positionnée dans la même « bulle » que la

¹ Par exemple, voir Krebs, J. R. et Davies, N. B., 1997, p. 4, et Cézilly, F., 2008, pp. 19-21.

² Wilson, E. O., 2000, p. 5.

³ Le célèbre diagramme des « bulles » de Wilson (2000, p. 5) illustre efficacement cette transformation progressive. Pour une analyse de l'hypothèse de l'absorption de l'éthologie par la sociobiologie, voir Barlow, G. W., 1989.

sociobiologie. Cette portion de la prédiction de Wilson, la moins provocante⁴, a été en grande partie vérifiée au fil des ans. L'investigation du comportement animal s'est en effet polarisée autour de noyaux mécaniste et évolutif. Est-ce à dire, pour autant, que la totalité de l'éthologie s'y trouve résorbée ? Deux thèmes permettent de légitimement poser la question : celui du développement du comportement et celui de la subjectivité animale. D'abord, les travaux portant sur l'ontogenèse et le développement du comportement permettent-ils d'envisager, comme certains l'ont suggéré⁵, une voie d'investigation propre à la pratique éthologique ? Difficilement à notre sens. Tout ce que révèle le malaise de ranger le thème de l'ontogenèse du comportement sous les « bulles » de la neurobiologie ou de la sociobiologie/l'écologie comportementale, c'est la difficulté à intégrer en un tout cohérent les explications de types mécaniste et évolutif. L'éthologie, même si elle accordait une place aux deux systèmes d'explication (ce qui sera nuancé au Chapitre II), n'a jamais réellement permis leur intégration. Il ne peut donc s'agir d'une appellation appropriée pour désigner l'étude actuelle de l'ontogenèse du comportement. Ensuite, certains champs d'activités se réclament ouvertement de l'étiquette « éthologie ». C'est le cas, principalement, de l'éthologie appliquée et de l'éthologie cognitive. Il est difficile de statuer si ces domaines utilisent l'étiquette par simple nostalgie ou comme gage de scientificité. Il est vrai que les deux domaines d'investigation poursuivent une certaine tradition éthologique en fondant leur approche sur l'observation minutieuse des actions animales. Néanmoins, le fait qu'ils évoquent des expériences animales subjectives –le bien-être et les émotions de l'animal domestiqué et exploité comme ressource et les émotions et processus cognitifs animaux au sens large, respectivement– les écartent radicalement de la démarche éthologique originale. En fait, il semble bien que le seul élément qui permette de rapprocher ces activités de l'éthologie classique se résume à l'usage d'une « méthode éthologique » (dont nous discutons à la section 6.4) que partage aussi l'écologie

⁴ Wilson positionne la sociobiologie dans un programme plus vaste que la simple cannibalisation d'une partie du tandem formé par la psychologie comparative et l'éthologie. Il écrit : « It may not be too much to say that sociology and the other social sciences, as well as the humanities, are the last branches of biology waiting to be included in the Modern Synthesis. One of the functions of sociobiology, then, is to reformulate the foundations of the social sciences in a way that draws these subjects into the Modern Synthesis. Whether the social sciences can be truly biologized in this fashion remains to be seen. » (Wilson, 2000, p. 4).

⁵ Bateson, P. P. G. et Klopfer, P. H., 1989, p. vi.

comportementale. Comme le suggérait Wilson, l'éthologie, comme discipline scientifique dédiée à l'étude descriptive du comportement des animaux n'existe plus⁶.

Que l'hypothèse de Wilson en regard de la niche qu'occupe l'écologie comportementale se soit ou non vérifiée n'est pas ici de prime importance pour notre propos. En revanche, ce qui requiert notre attention est le fait que la publication de *Sociobiology –The New Synthesis* ait clairement mis en évidence la position difficile dans laquelle se trouvait alors l'éthologie⁷. Certes, l'exposition de ce diagnostic n'avait rien de véritablement novateur : Nikolaas Tinbergen (1907-1988) et Konrad Lorenz (1903-1989) étaient aussi arrivés à un constat similaire à cette époque⁸. Néanmoins, l'ouvrage de Wilson, par son exhaustivité, son accessibilité et son caractère autorisé, a fortement contribué à l'orchestration d'un *requiem pour l'éthologie*⁹. Bien que cette fin de l'éthologie soit exagérée pour certains –nous traiterons de la postérité de sa méthode–, son évocation suffit à illustrer la période d'agitation ayant parcouru un courant majeur des sciences du comportement. Cette période d'agitation, puisqu'elle est à l'origine de la constitution de l'écologie comportementale, représente un moment charnière de notre approche historique de la notion de comportement animal. Il apparaît donc impératif de nous interroger à propos

⁶ Nous traitons de l'éthologie cognitive dans la section 6.2. Pour un aperçu du type de questions traitées par l'éthologie cognitive, voir, notamment, Dawkins, M. S., 1989, pp. 52-53, ou Désiré, L., Boissy, A. et Veissier, I., 2002.

⁷ Barlow, G. W., 1989, p. 3.

⁸ Lorenz avait certaines appréhensions en ce qui a trait à la transformation de l'éthologie. Ce qu'il écrit à propos de l'emphase placée sur l'expérimentation témoigne en faveur de la prédiction de Wilson : « Even those scientists who are quite aware of the nature of systems and of the strategy of approach thereby imposed upon us, tend to regard any experimental procedure as scientifically superior to any description. In my own field of ethology this has led to a rather grotesque situation: while experimental and analytical research has progressed, during the last decades, in a really satisfactory manner, the number of animal *species* which have been investigated has hardly increased at all. [...] The preference for experimentation has simply strangled the indispensable growth of description. There is an immense amount of purely descriptive work still to be done. » (emphase originale, Lorenz, K. Z., 1973, p. 4).

Dans une lettre à Hinde (1978), à la fois un ancien disciple et un important critique du cadre théorique de l'éthologie, Tinbergen écrivait : « But one can already see that a more or less integrated Biology of Behaviour would be far too wide a complex of science for Ethology to parade as a name for it. In other words, I feel that 'Ethology' is the name of a phase in the evolution of the behavioural sciences... The more I think about this, the more I feel that the idea of a phase is helpful, provided it is linked to the idea of the ethological fashion not having passed or disappeared, but incorporated into the behavioural sciences. » (cité par Kruuk, 2003, p. 329).

⁹ Hogan, J. A., 2006, p. 728.

non seulement de ce qui précède cette période de crise, mais aussi à propos de ce qui lui succède immédiatement.

Le fait d'accorder de l'importance à cette crise de l'éthologie, à son déclin pouvons-nous même anticiper, apporte le dernier élément à l'épistémologie historique que nous comptons mettre en œuvre dans ce travail. Le cadre de notre approche épistémologique peut être schématisé de la manière suivante. D'abord, notre point de départ est d'utiliser l'écologie comportementale pour analyser certaines des facettes de la notion de comportement animal. Parce que nous considérons que cette discipline ne peut être complètement cernée par l'analyse de son état actuel, nous utiliserons son histoire récente afin d'en mieux éclairer les particularités. De cette histoire récente, nous exploiterons plus particulièrement la filiation de la discipline avec l'éthologie. Enfin, nous utiliserons la crise ayant entraîné la fin d'une certaine éthologie pour distinguer plus nettement ce qui caractérise l'écologie comportementale.

La première question à laquelle nous devons nous intéresser pour progresser dans notre analyse est celle des principales étapes ayant conduit à l'institution de l'écologie comportementale comme discipline scientifique à part entière. La mise en place de cette chronologie sommaire nous permettra de séparer, dans le temps, les deux disciplines que sont l'éthologie et l'écologie comportementale. Puisque le développement de l'écologie comportementale sur les bases de l'éthologie a été progressif, et aucunement marqué par une rupture de type kuhnien, il semble prudent d'anticiper une plage de transition, une période où l'étude du comportement animal peut difficilement être rangée sous l'une ou l'autre des deux disciplines. C'est cette étape, pendant laquelle le cadre théorique de l'éthologie est peu à peu démonté, vidé de ses intuitions initiales sans pour autant que s'impose immédiatement un cadre de substitution, qui nous servira à distinguer de façon nette les deux disciplines. Il importe de le souligner à l'attention du lecteur, l'usage d'une histoire locale pour conduire notre épistémologie historique ne va pas sans contraindre la forme que prendra notre enquête. En effet, si notre usage d'une histoire maîtrisée permet de retracer avec clarté et simplicité une succession d'étapes déterminantes, il demeure néanmoins insuffisant pour analyser la prégnance de certains éléments théoriques dans

l'étude du comportement. Cela ne doit guère surprendre : l'éthologie a certainement été le principal moteur dans l'institution de l'écologie comportementale, mais elle n'a pas pour autant été le seul. En conséquence, nous devrons avoir ponctuellement recours à des éléments historiques supplémentaires.

Après avoir utilisé une analyse historique pour l'individuation des deux disciplines (Chapitre II), la question qui s'impose ensuite à nous concerne les similitudes, et surtout les différences, qui caractérisent ces deux champs d'investigation. Le fait d'identifier des éléments propres à la pratique de l'écologie comportementale nous permettra de cheminer vers une meilleure compréhension de son objet d'investigation. Néanmoins, parce que la comparaison de deux disciplines, de surcroît non contemporaines l'une de l'autre, est une démarche épistémologique périlleuse, il nous faudra procéder avec méthode. Pour cette raison, et avant même de songer à quelque comparaison que ce soit, nous nous efforcerons de développer deux outils indispensables à notre analyse. Dans un premier temps, nous devons identifier les éléments d'épistémologie sur la base desquels peut être menée la comparaison des deux disciplines (Chapitre III). Bien avant de comparer, il importe de prendre la mesure de ce qui peut utilement l'être, et de la meilleure façon de procéder. Ensuite, dans un deuxième temps, nous exposerons le matériau sur lequel s'appuiera en grande partie notre comparaison des deux disciplines. Dans le but de conserver une certaine maîtrise des nombreux éléments distinguant l'éthologie de l'écologie comportementale, nous limiterons a priori le nombre d'approches expérimentales, ainsi que leurs implications théoriques respectives, entrant dans le domaine de ce qui est comparé. De façon plus précise, nous travaillerons à partir de trois cas d'études pour chacune des deux disciplines (Chapitre IV). Ces outils en mains, l'un épistémologique et l'autre essentiellement factuel, nous serons alors en mesure de procéder à la comparaison. Celle-ci se déroulera en deux temps, certes complémentaires, mais qu'il nous apparaît utile de distinguer pour plus de clarté. D'abord, nous nous intéresserons à comparer les méthodes déployées par chacune des disciplines dans leurs investigations (Chapitre V). Ensuite, nous porterons notre attention sur cette connaissance d'arrière-plan à l'aide de laquelle les disciplines dirigent leur pratique scientifique respective (Chapitre VI).

Finalement, au terme de ce travail de comparaison de l'éthologie et de l'écologie comportementale, une dernière question se posera encore à nous avec force : qu'est-ce que le comportement animal ? C'est en exploitant les caractéristiques spécifiques de l'écologie comportementale, mises en évidence tout au long de notre démarche, que nous espérons pouvoir y répondre. Plus précisément, nous comptons nous intéresser à ce qu'étudie cette discipline pour établir en quoi consiste la notion de comportement animal (Chapitre VII).

1.3 Précisions d'ordre lexical

Avant même d'entamer notre travail, et afin de ne pas laisser la variabilité terminologique obscurcir certaines analyses ou simples distinctions, il nous faut d'abord préciser l'usage que nous comptons faire de certains termes. Les précisions que nous souhaitons apporter concernent deux difficultés qui, si elles ne sont pas maîtrisées dès maintenant, risquent de rendre notre propos ambigu. La première difficulté à laquelle nous devons faire face concerne les nombreux noms de discipline s'intéressant à l'étude du comportement animal. La seconde concerne les expressions utilisées pour désigner le comportement et les actions de l'animal.

Quiconque s'intéresse à l'étude scientifique du comportement animal tout au long du 20^e siècle est rapidement confronté à la multiplication des perspectives de recherche et, par conséquent, à celle des étiquettes associées à ces perspectives. D'autant plus que, pour les trois ou quatre dernières décades du 20^e siècle, les ruptures méthodologiques et conceptuelles qui ponctuent l'étude du comportement animal apparaissent beaucoup moins franches que celles présentes au siècle précédent. Déjà, au 18^e siècle, en dépit d'une complémentarité certaine, une importante coupure existe entre les *naturalistes de terrain*, ou *naturalistes voyageurs*, et les *naturalistes de musée* ou de *cabinet*¹⁰. Les premiers s'intéressaient essentiellement à la forme des organismes, alors que les seconds aspiraient à comprendre le dynamisme et la structure associés à celle-ci, chacun

¹⁰ Burkhardt, R. W., 1999, p. 490.

revendiquant une plus grande autorité sur le sujet¹¹. De la même façon, la distinction entre l'histoire naturelle du comportement, essentiellement descriptive, anecdotique et spéculative comme l'exemplifie Georges Romanes (1848-1894), et l'approche expérimentale comme celle de Pierre Flourens (1794-1867), et plus tard d'Edward Lee Thorndike (1874-1949), est, de fait, tout aussi marquée et importante. Une autre rupture explicite, plus près de nos préoccupations actuelles celle-là, peut être repérée dans la bifurcation empruntée par les premiers éthologues pour se distancier de la psychologie comparative, et plus particulièrement de l'école béhavioriste. Ces deux courants dans l'étude du comportement animal possèdent suffisamment de caractéristiques distinctes pour y voir une réactualisation de l'opposition entre histoire naturelle et physiologie expérimentale¹². Ces disjonctions marquées, cette relative limpidité dans l'identification de démarches scientifiques parallèles, voire concurrentes pour certains interprètes¹³, ne se retrouvent guère dans les développements de l'éthologie après les années 1950. Il en découle une certaine confusion dans l'étiquetage des disciplines. Peut-être la spécialisation du travail scientifique, doublée du recours à des connaissances et à des méthodes appartenant à plusieurs disciplines traditionnellement indépendantes (morphologie, taxonomie, physiologie, psychologie, écologie, etc.), concourent-ils à cette situation particulière. Quoi qu'il en soit, nous devons ici nous intéresser à ces nombreux termes désignant l'investigation du comportement animal dans la littérature contemporaine. Il en va de l'intelligibilité même de tout ce qui suit.

Sans nous aventurer dans une narration historique, non plus que dans une recension ou un examen à caractère sociologique, le fait d'adopter un ordre de présentation chronologique permet d'aborder simplement cette question de lexique. Le terme éthologie étant utilisé de longue date¹⁴, il importe de préciser l'usage que nous comptons en faire.

¹¹ Pearl, R., 1922, pp. 586-587.

¹² Jaynes, J., 1969, pp. 604-605.

¹³ Burkhardt, R. W., 1999, pp. 504-505.

¹⁴ Le terme découle du Grec *ethos* qui, si nous en simplifions les usages, peut être traduit par le terme *caractère*. L'*ethos* désigne autant l'un des traits caractéristiques d'une personne ou d'un animal, qu'une vertu morale (avoir un grand caractère) (Jaynes, J., 1969, p. 601). Au 17^e siècle, l'éthologie est la représentation du caractère de quelqu'un par des mimiques gestuelles («Ethologie», 1989). Au 18^e siècle, le terme désigne à la fois la science de l'éthique et un discours ou un traité des mœurs et bonnes manières («Ethologie», 1989, et

Pour des fins de simplicité, nous considérons *l'éthologie classique* comme désignant, de façon rétrospective, l'éthologie telle qu'elle fut développée par ses principaux fondateurs : Lorenz, Tinbergen et leurs écoles¹⁵. Nous caractériserons cette appellation de façon plus exhaustive à la section 2.6 du chapitre suivant. La sociobiologie est un terme récent rendu populaire par l'ouvrage largement médiatisé d'Edward O. Wilson, *Sociobiology -The New Synthesis*, paru en 1975¹⁶. Sous la plume de Wilson, le terme a été amené, à l'époque, à identifier une discipline regroupant l'ensemble des modes d'investigation des comportements sociaux animaux, incluant ceux de l'homme. Contrairement à ce que pourrait laisser penser la vive réaction de certains milieux intellectuels et académiques¹⁷, la plupart des sociobiologistes s'intéressent aux comportements sociaux animaux non-humains¹⁸. Aussi, dans la préface de la réédition anniversaire de *Sociobiology*, en 2000, Wilson souligne lui-même que la discipline, dans sa déclinaison anthropocentrique, est parfois aussi appelée psychologie évolutionniste. Nous n'aurons pas à nous préoccuper de distinguer ces deux approches¹⁹. Toujours en relation avec cette étiquette popularisée par Wilson, certains auteurs, notamment les incontournables Geoffrey A. Parker et John Krebs, considèrent la sociobiologie animale et l'écologie comportementale comme étant des

«Ethologie», 1762). Au 19^e siècle, deux définitions indépendantes l'une de l'autre voient le jour. Pour John Stuart Mill (1806-1873), l'éthologie est la science hypothétique qui permettra de comprendre les causes, physiques et morales, du caractère individuel, social et national (Mill, J. S., 1843, pp. 522-523, et, sur l'échec du projet de Mill, voir Ward, J., 1891). Isidore Geoffroy-St-Hilaire (1805-1861) n'emploie pas le mot *éthologie*, mais utilise l'adjectif *éthologique* pour qualifier ce qui est relatif au naturel, aux instincts et aux habitudes (Geoffroy-St-Hilaire, I., 1859, pp. 291, Geoffroy-St-Hilaire, I., 1862, pp. 388-389 et pp. 480-481, où le point de vue, les conditions et les variations sont éthologiques, respectivement).

¹⁵ L'appellation est suggérée dans Klopfer, P. H., 1973, p. xii.

¹⁶ Wilson avait lui-même fait usage du terme sociobiologie dans *The Insect Societies* de 1971 (Wilson, E. O., 2000, p. v). Selon Griffiths, P. E., 2008 (p. 7), le terme était déjà employé dans les années 1940.

¹⁷ Les détracteurs de l'étude empirique des facteurs biologiques à la racine de l'organisation sociale et des comportements humains y ont vu un retour aux tentatives de justification des inégalités sexuelles, ethniques et socio-économiques. Pour une analyse minutieuse du débat entourant la sociobiologie, voir Segerstråle, U., 2000.

¹⁸ Alcock écrit : « The chapter on humans in Wilson's *Sociobiology* constitutes a mere 5 percent of his book, and the very large majority of today's sociobiologists conduct their research on species other than humans. » (Alcock, J., 2001, p. 9).

¹⁹ Wilson, E. O., 2000, p. vii ; Driscoll, C., 2004, a cependant démontré que les domaines d'investigation des deux disciplines sont distincts. Elle écrit (p. 17) : « Sociobiology is primarily concerned with the origins of human social behavior, whereas evolutionary psychology is interested in providing evolutionary histories for particular human psychological mechanisms. » D'autres distinguent les deux disciplines sur la base du mode de génération de leurs hypothèses. La sociobiologie résonne selon la perspective du gène, la psychologie évolutionniste se fonde sur des inférences à partir de la synthèse darwinienne et de l'histoire (Laland, K. N. et Brown, G. R., 2002, p. 300).

synonymes²⁰. D'autres, sur la base d'une différence quant au support postulé de l'hérédité, maintiennent une franche distinction entre les deux disciplines²¹. Puisque notre travail est centré sur la notion de comportement animal, et pour éviter les ambiguïtés ou les formules trop lourdes, nous considérerons les deux appellations comme renvoyant à des démarches distinctes.

En ce qui a trait à l'écologie comportementale, les premiers indices de cette appellation semblent remonter aux années 60²² et désignent, de façon extrêmement simplifiée, l'étude des relations entre le comportement, l'écologie et l'évolution²³. Plus précisément, la discipline s'intéresse à l'histoire évolutive et aux fonctions adaptatives du comportement animal. Ces deux composantes constituent ce qui est parfois amalgamé, encore aujourd'hui, sous l'étiquette de *mécanismes ultimes* du comportement animal²⁴. L'étiquette d'écologie comportementale n'a pas fait immédiatement l'unanimité puisque certains, notamment William Homan Thorpe (1902-1986) et Patrick Bateson, ont défendu l'usage du terme « éthologie » pour regrouper l'ensemble des approches expérimentales, et ce, longtemps après l'éclatement des perspectives d'investigation²⁵. Le terme, réactualisé en une appellation à aspiration fédératrice, par ailleurs conforme à l'utilisation qu'en préconisait Tinbergen²⁶, ne s'est pas réellement imposé. Son usage, dans l'intitulé d'activités telles l'éthologie cognitive et l'éthologie appliquée, ne va pas sans poser des

²⁰ Parker, G. A., 2006, p. 24 et Krebs, J. R., 1985, p. 40, respectivement.

²¹ Pour Laland et Brown, la sociobiologie se distingue par son recours à l'hypothèse d'une transmission héréditaire essentiellement génétique (Laland, K. N. et Brown, G. R., 2002, pp. 70-71). Selon ces auteurs, l'écologie comportementale demeure agnostique quant à la nature de ce qui est hérité, nécessitant l'héritabilité sans devoir lui postuler un support génique (Laland, K. N. et Brown, G. R., 2002, p. 300).

²² Bien qu'il ne s'agisse probablement pas de la première occurrence de l'expression, Burkhardt (2005, pp. 439-440) relève que Tinbergen l'utilise dans une lettre adressée à Ernst Mayr, datée de 1968.

²³ Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F., 2005b, p. 28.

²⁴ Par opposition aux mécanismes proximaux, à savoir ceux du développement et de la physiologie des comportements animaux (Tinbergen, N., 1974 [1951], p. 152 ; Mayr, E., 1961 ; Dewsbury, D. A., 1999, p. 191).

²⁵ Thorpe, W. H., 1979, p. 169, Bateson, P. P. G. et Klopfer, P. H., 1989, pp. vii-viii, ou pour une déclinaison plus récente, voir : van Staaden, M. J., 1998 ou Manning, A., 2005.

²⁶ Dans *On aims and methods of ethology* (1963), Tinbergen insiste précisément sur l'importance pour l'éthologie de considérer l'ensemble des aspects associés au comportement animal. Comme nous le verrons plus loin, il envisage ces facettes selon les quatre types de causalité déterminant un tel phénomène biologique (Tinbergen, N., 1963, p. 411).

questions de pertinence et de légitimité. Aujourd'hui, l'expression *biologie comportementale* tient lieu de bannière pour l'ensemble des approches biologiques du comportement animal, tous profils épistémologiques confondus²⁷. Elle regroupe l'écologie comportementale, la psychologie animale et une certaine part de la neurobiologie. Parce que l'expression est générale, voire peut-être même indéterminée, elle ne présuppose ni objet d'étude, ni outils conceptuels, ni fondements théoriques prioritaires dans l'investigation du comportement. Aussi, la biologie comportementale représente-t-elle une dénomination neutre, consensuelle, en regard de l'histoire de l'étude du comportement animal : elle ne laisse rien filtrer au sujet de la postérité de l'éthologie, de celle de la sociobiologie, ou même de la place de la psychologie expérimentale.

Avant de poursuivre, il importe d'insister encore sur l'usage que nous comptons faire de ces noms de discipline au cours des sections qui suivent. Dans un premier temps, le terme éthologie désignera en fait la discipline spécifique, et non son usage élargi et en partie indéterminé. Plus précisément, « éthologie » réfèrera toujours à l'éthologie classique comme constituant un tout cohérent, même si, il est vrai, d'importantes distinctions épistémiques se font jour entre les protagonistes anglophones et les protagonistes germanophones de la discipline²⁸. La sociobiologie, dont il sera par ailleurs peu question, sera le terme réservé à l'étude des comportements sociaux dans un cadre génocentrique. Finalement, *l'ensemble* des champs d'investigation contemporains du comportement animal, dans son approche évolutive, sera placé sous l'expression écologie comportementale.

Le deuxième thème dont il nous faut préciser au moins sommairement le vocabulaire est celui du comportement animal. Déjà, l'expression comportement animal prête à une certaine confusion puisqu'elle désigne autant un type qu'un élément particulier de ce type. Un exemple permet d'éclairer cette ambiguïté. D'abord, le comportement d'une mouette rieuse (*Larus ridibundus*) constitue l'une des caractéristiques de l'espèce qui, notamment, permet de la distinguer d'une autre espèce. Ensuite, cette caractéristique

²⁷ Martin et Bateson utilisent cette appellation pour la simplicité (Martin, P. et Bateson, P., 2007, p. 6).

²⁸ Dewsbury, D. A., 1995, p. 1650.

spécifique de l'espèce est accessible à l'analyse, et peut par-là être décomposée en un ensemble de phénomènes d'un ordre inférieur de complexité. Ces phénomènes sont aussi désignés par l'expression de comportement animal (comme dans le comportement anti-prédateur, ou d'approvisionnement). Pour l'essentiel, la difficulté qu'implique ce double usage s'estompe si nous prenons en considération le contexte dans lequel l'expression est évoquée. Cependant, pour lever toute indétermination, nous préférons utiliser les termes « activité » et « conduite » pour désigner les comportements particuliers d'un organisme.

Cette remarque demeure valable pour la notion d'instinct qui, elle aussi, peut être évoquée en référence à un type ou à un élément particulier. Dans ce cas, nous évoquerons le terme « instinct » quand il sera question du type, de l'instinct d'une espèce au sens général, et « activité instinctive » pour désigner les éléments particuliers de ce type. Pour ce qui a trait à la distinction entre « instinct » et « comportement animal », nous considérerons le premier comme étant une variété particulière du second. Puisqu'il réfère à un comportement dont la détermination est interne et inhérente à l'organisme (un comportement inné diront les éthologues), « instinct » est une dénomination plus contraignante et moins générale que celle de comportement animal. Bien sûr, cette distinction n'est donnée qu'en première approximation. Nous y reviendrons. Dans tous les cas, le fait que la notion d'instinct ne participe guère plus aux explications de l'écologie comportementale contribue à la distinguer franchement de celle de comportement animal.

Chapitre II

Perspective historique

2.1 Introduction

Dans ce chapitre, il ne s'agit pas d'établir une liste exhaustive des événements, personnages et travaux fondateurs ayant joué quelque rôle dans la mise en place et la transformation de l'éthologie. Plutôt que d'établir l'esquisse d'une chronique méritant de plus amples développements, il importe de rassembler une partie du matériau nécessaire à notre épistémologie historique. En ce sens, l'évocation de certains repères temporels nous permettra de préciser le cadre de notre discussion. Non seulement ces repères nous permettront de circonscrire les limites de notre examen mais, aussi, ils s'avèrent indispensables pour que nous puissions identifier une plage de transition entre les deux disciplines qui nous intéressent. Par ailleurs, afin de comprendre la période de crise ayant marqué la fin de l'éthologie, il nous est impossible d'ignorer certains de ces facteurs ayant d'abord contribué à la mise en place de l'éthologie. Plusieurs des éléments sur lesquels a été fondée l'éthologie classique permettent de mieux saisir les transformations ultérieures de la discipline.

2.2 Institution et premiers modèles

Comme le souligne Durant (1986), l'année 1936 fut une bonne année pour l'éthologie. D'une part, ce fut l'année de la fondation des deux sociétés qui allaient contribuer, dans les décennies suivantes, à l'organisation et au rayonnement de l'investigation du comportement animal. Bien que leur influence n'ait pas été simultanée – quasi immédiate pour la Deutsche Gesellschaft für Tierpsychologie (DGT) allemande, et différée après la Seconde Guerre Mondiale pour l'Institute for the Study of Animal Behaviour (ISAB) britannique²⁹ –, ces deux structures ont véritablement rendu possible la constitution et l'institution d'une éthologie européenne³⁰. D'autre part, ce fut aussi l'année où, après un certain nombre d'échanges écrits, Lorenz et Tinbergen se rencontrent pour la première fois³¹. Bien que chacun des deux hommes ait déjà publié un certain nombre d'articles à l'époque, cette rencontre infléchit considérablement leurs façons de s'intéresser au comportement animal. Non seulement l'approche théorique de Lorenz s'avère cohérente mais, encore, elle est compatible avec le travail expérimental ingénieux de Tinbergen. Leur seule publication conjointe³², sur l'activité de roulement de son œuf par l'oie cendrée (*Anser anser*), marque l'adhésion du second au système explicatif du premier et, surtout, un tournant important dans l'approche éthologique du comportement animal³³. Sous l'impulsion des deux hommes, la pratique continue certes d'être descriptive, mais elle accorde dorénavant une part importante à la manipulation des phénomènes, à l'expérimentation³⁴. De plus, et dans le même sens que la psychologie expérimentale

²⁹ Durant, J. R., 1986, p. 1601.

³⁰ Dans les sections et chapitres qui suivent, nous ne nous intéresserons pas aux racines plus anciennes de l'éthologie classique. Néanmoins, le portrait de cette histoire que nous brosse Thorpe, l'un des pionniers britanniques de l'éthologie, est suffisamment succinct et informatif pour faire office d'ébauche. Thorpe, W. H., 1979 (pp. 10-17), identifie trois protagonistes déterminants dans le développement de l'observation du comportement animal. 1° Charles Georges Leroy (1723-1789) aurait inauguré l'analyse comparative du comportement animal en Europe. 2° Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) a présenté une conception du transformisme fondée sur la transmission des caractères acquis mais, surtout, sur la motivation, la pulsion des organismes à lutter pour atteindre de nouveaux objectifs ou pour occuper de nouvelles niches. 3° Isidore Geoffroy-St-Hilaire a défendu l'idée que le point de vue éthologique constitue un élément important des sciences biologiques.

³¹ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 201-203.

³² Lorenz, K. Z. et Tinbergen, N., 1938.

³³ Kruuk, H., 2003, pp. 93-95 ; Radick, G., 2007, p. 570.

³⁴ Pour une comparaison des approches de Lorenz et de Tinbergen, voir Burkhardt, R. W., 2003.

américaine, l'approche éthologique exclut de ses explications le recours à des causes de type vitaliste. Déjà, en 1935, Lorenz effectue un plaidoyer en faveur d'une psychologie animale qui s'intéresserait prioritairement aux comportements instinctifs, plus fondamentaux et moins susceptibles de changer, que les autres types de comportements³⁵. Dans le même exposé, il insiste également sur l'importance, pour les biologistes, de ne pas s'intéresser seulement à la causalité physiologique des comportements mais, aussi, à leur caractère dirigé, à leurs rôles dans l'ensemble des activités naturelles de l'animal et à leurs histoires évolutives³⁶. Pour l'essentiel, les études du comportement animal par les premiers éthologues demeurent limitées essentiellement à l'observation de traits instinctifs chez un nombre restreint d'espèces, principalement des oiseaux. C'est progressivement que la méthode comparative est appliquée aux comportements, et qu'elle acquiert l'importance qu'on lui connaît en éthologie. A ce titre, Lorenz se présente comme l'un des premiers éthologues à défendre l'utilité des activités instinctives (*instinctive behaviour patterns*³⁷) pour reconstruire des taxonomies³⁸. Néanmoins, cette approche ne se développe réellement que plus tardivement, au début des années 1950³⁹. Hinde (1975) souligne les études de Lorenz (1941) sur les Canards et les Oies, de Tinbergen (1959) sur les Mouettes, de Crane (1949, 1952) sur les Araignées et les Mantes, de Baerends et Baerends-van Roon sur les Cichlidés (1950) et de Jacobs (1953) et Faber (1953) sur les Sauterelles, comme étant les

³⁵ Conférence datée de 1935 et publiée l'année suivante. Une traduction anglaise est disponible dans Lorenz, K. Z., 1970 [1937]. (Lorenz, K. Z., 1984[1978], p. 16 ; voir aussi Burkhardt, R. W., 2005, p. 179 ; p. 520, note 120).

³⁶ Burkhardt, R. W., 2005, p. 184.

³⁷ En ce qui concerne notre usage du vocabulaire de l'éthologie, nous accolons, entre parenthèses, leur traduction en langue anglaise afin de concilier qualité de l'expression écrite et facilité de recoupement avec la terminologie anglo-saxonne. Dans tous les cas, nous nous référons à l'exhaustif *Vocabulaire éthologique* de Heymer, A., 1977.

³⁸ Lorenz écrit : « Aux alentours de 1900, Charles Otis Whitman et, quelques années après lui, Oskar Heinroth avait découvert qu'il est des *comportements moteurs* dont les similitudes ou les différences d'une espèce à l'autre, d'un genre ou même d'un groupe taxonomique plus important à l'autre, se présentent exactement de la même manière que celles des caractères morphologiques. Autrement dit, ces comportements moteurs constituent des caractères spécifiques des groupes en question au même titre que la forme des dents, des plumes, ou d'autres caractères dont l'utilisation a fait ses preuves en morphologie comparée. » (emphase originale, Lorenz, K. Z., 1984[1978], p. 13).

³⁹ Gittleman, J. L., 1989, p. 56 ; van Staaden, M. J., 1998, p. 6.

plus détaillées en matière d'approche comparative⁴⁰. L'approche elle-même sera analysée en détails à la section 4.4.

Dans sa conférence au Harnack-Haus de Berlin⁴¹, Lorenz expose les bases d'un premier système explicatif visant à encadrer le comportement instinctif animal. Lors de cet exposé, il présente sa propre conception de l'accomplissement des activités instinctives, identifiant une certaine catégorie d'activités innées, accomplies en des circonstances incongrues, les *activités à vide* (vacuum activities). A ce stade précoce de notre démarche, il semble ici indispensable de présenter dans ses grands traits la théorie lorenzienne de l'instinct⁴². Le détour, en sept points, permettra d'éclairer un certains nombre de développements ultérieurs. D'abord, la théorie se situe entre les deux courants importants de la psychologie de l'époque, la psychologie expérimentale d'inspiration behavioriste d'une part, et une psychologie que nous pourrions qualifier de holiste (à la William McDougall)⁴³. Explicitement, Lorenz récuse à la fois la réduction mécaniste des instincts à un petit nombre d'actions réflexes, assemblés en activités adultes par l'apprentissage associatif ; et la construction de catégories vitalistes visant à exprimer l'intentionnalité et le caractère téléologique des activités comportementales. Deuxièmement, et spécifiquement contre le courant behavioriste, la théorie considère que les activités instinctives peuvent être réduites à des mécanismes neuraux, mais celles-ci demeurent néanmoins plus complexes que le simple arc réflexe. Ensuite, elle maintient que les activités instinctives sont les unités comportementales minimales, ne pouvant être décrites plus simplement. Quatrièmement, dans la théorie lorenzienne, les comportements instinctifs et les comportements appris ont non seulement des mécanismes d'ontogenèse disjoints mais, aussi, une histoire phylogénétique indépendante. Selon cette conception, les activités apprises et flexibles ne résultent pas de l'évolution graduelle des instincts. Par ailleurs, le fait que certaines

⁴⁰ Hinde, R. A., 1975, p. 792.

⁴¹ Voir la note 35.

⁴² L'exposé qui suit peut aisément être reconstruit à partir de Heymer, A., 1977, pp. 110, 178, 183-184, Griffiths, P. E., 2004, pp. 610-614, Brigandt, I., 2003, pp. 581-596.

⁴³ Pour comprendre dans quelle mesure la théorie lorenzienne des instincts se positionne entre le behaviorisme et la psychologie intentionnaliste, il importe de mesurer l'opposition très forte de ces deux courants à l'époque. Pour avoir une idée de la violence du débat, voir Watson, J. B. et McDougall, W., 1928 (également disponible en ligne).

activités n'apparaissent qu'au terme d'une période parfois longue de maturation ne contredit en rien leur caractère instinctif ou, à tout le moins, la présence d'une composante innée dans le comportement. Sixièmement, si les activités instinctives sont les unités comportementales minimales, elles peuvent néanmoins être décortiquées en unités de mouvements, les coordinations héréditaires (*fixed action patterns*)⁴⁴. Ces unités de mouvement, caractéristiques des espèces ou des groupes, peuvent être exécutées selon des intensités variables, mais elles ne peuvent en aucun cas être modifiées par des stimuli extérieurs. Finalement, pour schématiser le déroulement d'une activité instinctive selon la théorie lorenzienne, une pulsion interne de l'organisme (*drive*) entraîne le comportement appétitif (*appetitive behaviour*) qui, à la rencontre du ou des stimuli extérieurs appropriés, déclenche l'acte consommatoire (*consummatory act*). Les coordinations héréditaires étudiées par les éthologues appartiennent essentiellement à cette dernière phase de l'activité instinctive.

Un étudiant de Tinbergen, Gerard Baerends (1916-1999), complète et enrichit considérablement la conception de l'activité instinctive de Lorenz en ajoutant une notion d'ordre. En effet, Baerends publie un modèle, sous forme de schéma, dans lequel sont hiérarchisées les pulsions associées à la ponte et aux soins parentaux chez la guêpe fouisseuse *Ammophila campestris*⁴⁵. Brièvement, la guêpe creuse un trou dans le sable et y dépose une chenille sur laquelle elle pond un œuf. L'entrée de la chambre est ensuite obturée. Quelques jours plus tard, l'individu revient inspecter l'état d'approvisionnement de la chambre et, à la suite de cette évaluation, effectue un certain nombre de visites de réapprovisionnement. Ce qui s'avère intéressant dans l'investigation de Baerends, ce n'est pas le fait que chaque guêpe fouisseuse puisse se souvenir de l'emplacement exact de ses trous –elle peut en entretenir jusqu'à cinq à la fois–, mais plutôt qu'elle accomplisse son approvisionnement selon certaines déterminations strictes. En effet, lors de la première visite, celle de l'inspection, l'individu évalue le nombre de chenilles qui seront nécessaires au développement de la larve. Le nombre de visites suivantes, pour l'approvisionnement

⁴⁴ L'expression « schèmes moteurs d'action fixe » est parfois aussi utilisée comme traduction. Par souci d'uniformité, nous nous en tenons à la traduction d'Heymer (1977), pp. 61-62.

⁴⁵ Baerends, G. P., 1941.

cette fois, demeure déterminé par cette évaluation initiale, et reste indépendant du niveau effectif de stockage au moment de chacune des visites d'approvisionnement. Baerends le vérifie en ajoutant et en supprimant des chenilles entre chacune des visites d'approvisionnement. Chez cette espèce, les activités particulières (forage, ponte, évaluation, approvisionnement, etc.) associées à une activité d'un niveau hiérarchique plus élevé (la reproduction) sont exécutées selon un ordre auquel l'organisme ne semble pouvoir se soustraire. Tinbergen, en 1942, publie son propre diagramme de l'organisation hiérarchisée des instincts participant au comportement reproducteur de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), et contribue ainsi à rendre plus visible ce type d'approche du comportement⁴⁶. Dans cet article, l'éthologue entreprend aussi de clarifier le statut épistémologique de l'éthologie, et souligne, entre autres choses, que l'approche éthologique consiste en l'étude des relations causales sous-jacentes au comportement animal. Tout au long de sa carrière universitaire, Tinbergen se penchera de façon récurrente sur le statut changeant de l'éthologie, ainsi que sur les perspectives futures de la discipline⁴⁷.

Les efforts de conceptualisation déployés en éthologie deviennent plus explicites lors du symposium international de 1949 intitulé « Physiological Mechanisms in Animal Behaviour », organisé par la British Association for the Study of Animal Behaviour (ISAB devenue ASAB) et sponsorisé par la Society for Experimental Biology (SEB)⁴⁸. Cet événement, fruit de la collaboration entre Tinbergen, toujours installé à Leiden, aux Pays-Bas, et Thorpe de l'Université de Cambridge, s'avère être un effort décisif pour consolider une éthologie européenne, mal en point dans le contexte de l'Après-guerre. C'est au cours de cette rencontre que Tinbergen et Lorenz produisent devant l'assemblée des participants leurs modèles graphiques, illustrant leurs conceptions complémentaires des phénomènes instinctifs⁴⁹. Tinbergen reformule et généralise le modèle de l'organisation hiérarchique du système nerveux et des pulsions qu'il avait développé pour l'épinoche. Lorenz, pour sa

⁴⁶ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 223-226 ; (Tinbergen, N., 1942).

⁴⁷ Plus particulièrement dans les publications suivantes : Tinbergen, N., 1942, Tinbergen, N., 1974 [1951], et Tinbergen, N., 1963.

⁴⁸ Durant, J. R., 1986, p. 1611.

⁴⁹ Les modèles présentés lors du symposium ont été publiés dans des actes : Tinbergen, N., 1950 et Lorenz, K. Z., 1950.

part, présente son modèle de la libération du potentiel d'action spécifique (*specific action potential*) des instincts⁵⁰. Celui-ci sera mieux connu comme étant le modèle psychohydraulique de l'action instinctive, plus tard illustré comme un réservoir muni d'une valve à ressort à sa base⁵¹. Dans l'un et l'autre cas, les représentations n'accordent aucune place aux boucles de rétroaction, comme le souligne plus tard Tinbergen à propos de ses propres travaux⁵².

Au tournant des années 40 et 50, l'éthologie s'établit comme une véritable discipline, s'institutionnalise. Avec la fondation d'un nouveau journal international, *Behaviour*, par Tinbergen en 1945 et la métamorphose du modeste *Bulletin* de l'ISAB en le *British Journal of Animal Behaviour* en 1953, l'éthologie européenne dispose alors d'organes de communication de langue anglaise. Ceux-ci allaient bientôt ravir leur position dominante au *Zeitschrift für Tierpsychologie* et au *Journal für Ornithologie*, considérablement fragilisés par la Seconde Guerre Mondiale⁵³. De la même façon, avec le développement institutionnel de l'étude du comportement animal dans les deux plus prestigieux établissements anglais, les universités de Cambridge et d'Oxford, la discipline s'inscrit durablement dans la tradition universitaire. Avec James Gray (1891-1975), Thorpe et Robert A. Hinde à Cambridge, et Alister Hardy (1896-1985), David Lack (1910-1973) et Niko Tinbergen à Oxford, l'éthologie devient à la fois un domaine de recherche

⁵⁰ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 311-320 ; Griffiths affirme que ce modèle a sans doute été emprunté par Lorenz à un psychologue américain, William Douglas (Griffiths, P. E., 2004, p. 615).

⁵¹ Ce modèle est présenté verbalement dans Lorenz, K. Z., 1937c, p. 325. Sa version graphique est publiée dans Lorenz, K. Z., 1950. Brièvement, la pulsion qui dirige l'exécution d'une activité instinctive (comportement appétitif et acte consommatoire) n'est pas considérée comme étant une unité discrète qui serait présente ou absente selon que l'activité est exécutée ou non. C'est la notion de potentiel d'action spécifique qui confère à la pulsion son caractère continu. Dans le but de rendre compte d'un certain nombre d'observations, notamment de la latence entre deux effectuations d'une même activité, Lorenz conçoit le potentiel d'action spécifique comme s'accumulant dans un réservoir muni d'une valve. La valve s'ouvre, et déclenche l'exécution de l'activité sous l'action de deux forces complémentaires : 1° la pression hydrostatique du contenu du réservoir poussant sur le ressort de la valve ; 2° l'action de stimuli externes, imagée comme la progressive accumulation de poids sur le plateau d'une balance. Lorsque la masse nécessaire est atteinte, le basculement du plateau entraîne le ressort et l'ouverture de la valve. Ainsi, lorsque le réservoir est plein, des stimuli de très faible ampleur peuvent entraîner le déclenchement d'une action instinctive (Hinde, R. A., 1956, pp. 321-322).

⁵² Tinbergen, N., 1974 [1951], préface à la réédition de 1969, p. viii.

⁵³ Durant, J. R., 1986, p. 1611.

effervescent et une discipline académique⁵⁴. Sur le Continent, l'éthologie s'établit aussi dans le monde universitaire, notamment sous l'impulsion de Baerends à Groningen, de Van Iersel à Leiden⁵⁵ et de Lorenz au sein de l'Institut Max Planck.

2.3 Critiques

Alors même que l'éthologie commence à présenter les caractéristiques externes d'une discipline organisée, les critiques formulées contre certains de ses présupposés se font de plus en plus nombreuses. La première, non en date mais en importance, est celle d'un jeune chercheur américain. Issu d'une tout autre tradition de recherche en biologie du comportement, Daniel Sanford Lehrman (1919-1972) attaque les fondements même de la théorie de Lorenz dans un article devenu célèbre⁵⁶. Afin d'apprécier plus justement l'importance et la portée de cette critique, il semble important de nous attarder quelque peu sur la tradition dans laquelle est formé Lehrman : la psychologie comparative.

S'inscrivant dans l'héritage de la psychologie animale du 19^e siècle, la discipline prend forme, pour l'essentiel, avec les travaux de John Broadus Watson (1878-1958) et, surtout, avec ceux d'Edward Lee Thorndike (1874-1949) sur l'intelligence animale et l'apprentissage⁵⁷. La publication de sa monographie, *Animal Intelligence: An Experimental Study of the Associative Processes in Animals*, en 1898, ponctue le changement radical qui s'opère dans l'approche du comportement animal⁵⁸. Selon Thorndike, le caractère anecdotique des descriptions doit être laissé hors de la psychologie expérimentale, tout comme la tendance naturelle de l'investigateur à utiliser un langage anthropomorphique. En cela, il suit l'approche inaugurée quelques années plus tôt, en 1894,

⁵⁴ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 341-342.

⁵⁵ Kruuk, H., 2003, pp. 156 et 336.

⁵⁶ Lehrman, D. S., 1953.

⁵⁷ Selon Jayne (1969), la première véritable tentative de fondation d'une psychologie comparée est le fruit de l'un des protégés de Georges Cuvier, Pierre Flourens. Celui-ci publie, en 1864, sa *Psychologie comparée*. Pour un examen exhaustif de l'étude du comportement animal en Amérique du Nord, voir l'étude de Dewsbury, D. A., 1989.

⁵⁸ Thorndike, E. L., 1898.

par Conwy Lloyd Morgan (1852-1936), et participe au passage de la période anecdotique à la période expérimentale de la psychologie comparative⁵⁹. De plus, pour Thorndike, l'observation et la comparaison, seules, ne constituent pas une méthodologie appropriée d'investigation de l'intellect animal⁶⁰. Afin d'accéder à une connaissance objective, le psychologue doit altérer, tester et provoquer expérimentalement son objet d'étude. La psychologie comparative, telle que la pratique Lehrman, ne diffèrera pas de celle de Thorndike dans ses objectifs : déterminer si l'esprit humain, dans son processus d'apprentissage notamment, diffère de l'esprit animal de façon quantitative ou de façon qualitative. En faisant l'hypothèse de différences quantitatives, il devient possible de considérer que l'examen des capacités cognitives des animaux, ainsi que de leurs mécanismes sous-jacents, ouvre l'accès aux facultés humaines et à leurs mécanismes⁶¹.

Au moment de la critique de Lehrman, la psychologie comparative est elle-même sujette à un certain nombre de récriminations. D'abord, elle ne constitue pas à l'époque un domaine de recherche aussi unifié qu'il n'y paraît. Certes, l'étiquette permet de réunir un ensemble de démarches faisant complètement abstraction de la subjectivité animale⁶². Cependant, et bien que la discipline porte globalement sur l'organisme et ses mouvements dans un environnement particulier, il n'existe guère de consensus à propos de la perspective devant être privilégiée : les travaux portent autant sur les mécanismes spécifiques d'apprentissage que sur les diverses capacités cognitives des organismes. Les éthologues, soucieux de distinguer leur discipline de cette autre tradition, ne reprochent pas à la psychologie comparative un programme trop vague ou trop ambitieux, mais plutôt le fait que toute la discipline gravite autour de l'usage d'un nombre limité d'espèces⁶³.

⁵⁹ La distinction de ces deux périodes est exposée dans Warden, C. J., 1928. Aujourd'hui, Morgan est essentiellement connu pour son fameux canon : « In no case may we interpret an action as the outcome of the exercise of a higher psychological faculty, if it can be interpreted as the outcome of the exercise of one which stands lower in the psychological scale. » (Morgan, 1903, p. 53).

⁶⁰ Lattal, K. A., 1998, p. 334.

⁶¹ Diamond, S., 1974, p. 248. A propos de ce programme de recherche, Morgan écrivait, dans la préface de son opus : « My central object in this work is to discuss the relation of the psychology of man to that of the higher Animals, since such a discussion forms in my opinion the best introduction to Comparative Psychology. » (Morgan, C. L., 1903a, p. ix).

⁶² Warden, C. J., 1928, pp. 512-514.

⁶³ Snowdon, C. T., 1983, p. 77, et Dewsbury, D. A., 1995, p. 1650.

Cette première critique, de nature méthodologique, est d'ailleurs explicitement formulée par deux acteurs importants de la psychologie comparative, Theodore C. Schneirla (1902-1968) et Frank A. Beach (1911-1988), de l'American Museum of Natural History de New York⁶⁴. Dénonçant l'usage dominant du rat blanc, et insistant sur l'importance d'étudier plus d'une espèce animale⁶⁵, les deux investigateurs, et particulièrement Schneirla, affichent un intérêt certain pour le travail des éthologues européens⁶⁶. En dépit de l'enthousiasme et de la curiosité de certains américains, l'opposition entre éthologues et psychologues devient rapidement inévitable en raison d'un second point de divergence entre les deux courants : les conditions expérimentales⁶⁷. Alors que les éthologues reprochent aux psychologues l'étude de dimensions artificielles du comportement, sans considération aucune pour l'environnement naturel des espèces étudiées⁶⁸, ces derniers soulignent le manque de rigueur expérimentale qui accompagne l'ensemble des travaux d'éthologie. Cette tension est bien identifiée par Schneirla⁶⁹, et c'est dans ce contexte de confrontation qu'intervient l'article de Lehrman. Etant à la fois plus ciblée et moins nuancée, la critique du jeune psychologue s'adresse directement à la théorie lorenzienne des comportements innés, aux problèmes conceptuels qu'elle comporte. Afin de donner une image plus précise de l'éthologie des années 50, il est ici essentiel d'emprunter le détour suggéré par cette virulente attaque des fondations théoriques de l'éthologie classique, tout en gardant à l'esprit le fait que Tinbergen n'endossait pas intégralement la conception de Lorenz.

Dans son article, Lehrman identifie au moins six problèmes que pose la théorie du comportement instinctif de Lorenz. Dans un premier temps, la conception même de l'innéité dans le discours des éthologues ne repose pas sur des bases solides ou, à tout le moins, sur des bases proprement définies. Pour Lorenz et Tinbergen, « un comportement

⁶⁴ Schneirla, T. C., 1946 et Beach, F. A., 1950, respectivement.

⁶⁵ Schneirla, T. C., 1952, pp. 560-561.

⁶⁶ Thorpe, W. H., 1979, p. 125.

⁶⁷ Snowdon, C. T., 1983, p. 77.

⁶⁸ Burkhardt, R. W., 1999, p. 501. Certains psychologues admettent une certaine pertinence à cette critique, voir, par exemple, Schneirla, T. C., 1950, p. 1040.

⁶⁹ Schneirla, T. C., 1950, pp. 1032-1034.

inné est un comportement qui est déterminé de façon héréditaire, qui fait partie de la constitution première de l'animal, qui apparaît indépendamment de l'expérience et de l'environnement de cet animal, et qui est distinct d'un comportement acquis ou appris. »⁷⁰ Le comportement inné constitue donc une forme de catégorie, distincte et complémentaire mais, surtout, première par rapport au comportement appris⁷¹. Les trois problèmes suivants découlent de cette catégorisation idéaliste de la notion d'inné. D'abord, Lehrman souligne que la distinction par Lorenz entre la maturation d'une activité instinctive (instinctive behaviour pattern), nécessairement innée, et l'apprentissage progressif de celui-ci est loin d'être mise en évidence par les expériences d'isolement. Que l'animal soit élevé en l'absence de contact avec ses semblables n'entrave en rien plusieurs des « [...] processus et des événements qui contribuent au développement de n'importe quelle séquence déterminée de comportement. »⁷² Ces séquences ne peuvent donc être considérées indépendamment de leur ontogénèse⁷³. Selon un argument semblable, Lehrman souligne les présupposés nécessaires au maintien d'une distinction entre composantes héréditaires et composantes environnementales du déroulement d'un comportement (behavioural sequence ; « pattern » dans Lehrman)⁷⁴. Ces deux fausses dichotomies –d'une part entre la maturation d'instincts innés et l'apprentissage et, d'autre part, entre les composantes héréditaires et les composantes environnementales dans le déroulement du comportement– découleraient non seulement d'un véritable défaut d'analyse du développement des activités comportementales mais, surtout, d'une catégorisation logique a priori⁷⁵. En effet, pour Lehrman, la subdivision des comportements en innés et en non-innés repose précisément sur un défaut de l'analyse des modes de développement des comportements de

⁷⁰ « It is thus apparent that Lorenz and Tinbergen by « innate » behavior, mean behavior which is hereditary determined, which is part of the original constitution of the animal, which arise quite independently of the animal's experience and environment, and which is distinct from acquired or learned behavior. » (Lehrman, D. S., 2001, p. 26).

⁷¹ Ibid., p. 36.

⁷² Ibid., p. 29.

⁷³ Schneirla, T. C., 1966, p. 286.

⁷⁴ Lehrman, D. S., 2001, p. 31.

⁷⁵ Ibid., pp. 29 et 34.

catégorie « innés »⁷⁶. C'est uniquement en ne considérant pas rigoureusement les différences qualitatives dans le développement, en gommant celles-ci, que Lorenz et son école peuvent constituer une telle catégorie, de laquelle découlent ensuite logiquement les deux dichotomies mentionnées ci-haut. C'est là le quatrième problème soulevé par Lehrman. De celui-ci suit quasi-immédiatement l'interprétation erronée de Tinbergen et Lorenz de certaines activités animales difficiles à expliquer, notamment « les activités à vides ». Pour Lehrman, il ne s'agit pas autant de l'accumulation d'une forme d'énergie dans le système nerveux animal (le potentiel d'action spécifique), selon le modèle psycho-hydraulique, que « [...] le résultat de la récurrence périodique d'effets stimulants interindividuels. »⁷⁷ Lehrman reconnaît l'importance des coordinations héréditaires stables pour l'analyse taxonomique, mais refuse d'y voir une confirmation de leur innéité⁷⁸. Il considère l'inférence comme problématique.

Le dernier point que critique directement l'article concerne la pertinence même de l'usage des coordinations héréditaires pour construire une taxonomie, et ainsi attester de changements évolutifs⁷⁹. Pour Lehrman, l'application du concept de changement évolutif doit passer par l'examen des relations qu'entretiennent ces coordinations avec la vie et la structure de l'organisme⁸⁰. Selon lui, il n'est pas possible de réaliser une taxonomie en idéalisant des éléments du comportement, c'est-à-dire en le considérant de façon indépendante de l'organisation de laquelle ils émergent. Une fois de plus, cette difficulté découle d'une forme de catégorisation a priori de la part de Lorenz et des éthologues utilisant l'approche comparative. Pour Lehrman, « les idées préconçues au sujet du nombre

⁷⁶ Lorenz analyse lui-même le fond de la critique, et s'en défend. Il résume ainsi la position de Lehrman : « Lehrman niait fondamentalement l'existence de comportements innés en s'appuyant essentiellement sur la thèse de D. O. Hebb selon laquelle l'inné n'aurait jamais été défini que par opposition à l'acquis et que ce serait donc un concept « *non valid* », c'est-à-dire inutilisable. » (emphase originale, Lorenz, K. Z., 1984[1978] p. 19)

⁷⁷ Lehrman, D. S., 2001, p. 36.

⁷⁸ Ibid., p. 32.

⁷⁹ Ibid., p. 35.

⁸⁰ Lehrman écrit : « Lorenz's application of the concept of evolutionary change does not consist of analyzing the different ways in which behavior patterns at different evolutionary levels depend on the structure and life of the organism. It consists rather of abstracting aspects of behaviour, reifying them as specific autonomous mechanisms, and then citing them as demonstrations of "evolution" in a purely descriptive taxonomic sense. » (Ibid., p. 35).

et des types de catégories dans lesquelles les comportements devraient naturellement être rangés ont des effets importants sur le type d'analyses que nous faisons des coordinations héréditaires, tout autant que sur les sortes de distinctions que nous sommes en mesure de faire parmi ces coordinations»⁸¹. Lehrman conteste particulièrement l'affirmation de Lorenz selon laquelle il y aurait une certaine continuité comportementale dans les mouvements animaux orientés (taxies), depuis les formes vivantes simples (protozoaires) jusqu'à l'homme⁸². Dans la mesure où cette critique se présente comme une mise en garde contre l'usage de *fonctions* comportementales analogues pour la reconstruction phylogénétique, elle demeure pertinente⁸³. Cependant, il semble que Lorenz ait plutôt porté son attention sur les *structures* comportementales –sur le fait que tout comportement appétitif est associé à un ou plusieurs mouvements orientés vers le stimulus déclenchant l'acte consommatoire–, et non pas sur le caractère orienté, téléologique, des mouvements. C'est en ce sens restreint qu'il est possible de soutenir la continuité entre l'effet d'une taxie et celui d'un élément de conscience. Selon le point de vue de l'éthologue, et puisque la conscience demeure inaccessible à l'investigation, il ne reste à l'observateur que le mouvement effectif, nécessairement orienté par rapport au milieu, et sa structure. Par ailleurs, dans le texte que cite Lehrman, Lorenz démontre explicitement qu'il ne confond

⁸¹ « Preconceptions about the number and kind of categories into which behavior ought to fall naturally has an important effect on the kind of examination we make of behaviour patterns and the kinds of distinctions we find ourselves able to make among them. » (Ibid., p. 34).

⁸² « On observing the continuous phylogenetic series of corresponding behaviour patterns extending in a spectrum from protozoans to man, it must be concluded that we cannot distinguish between a taxis and a behaviour pattern controlled by the simplest element of insight. » (Lorenz, K. Z., 1970 [1937], p. 273).

Lehrman réalise sa propre traduction de ce passage. En raison de différences notables entre les deux versions, deux hypothèses peuvent être posées : 1° Lehrman prête à Lorenz une prose moins nuancée et plus dogmatique qu'elle ne l'est vraiment ; 2° la traduction de 1970, enrichie de la collaboration même de Lorenz, présente un auteur plus subtil qu'il ne l'était vraiment à l'origine, particulièrement en regard de certains points délicats de sa pensée. Contraster la citation précédente avec celle qui suit.

« If we consider the unbroken series of forms of corresponding modes of behaviour, which extend in a smooth progression from protozoa to man, we must determine that we cannot distinguish between taxis, on the one hand, and, on the other, behaviour guides by the simplest intelligence. » (Lehrman, D. S., 2001, p. 34).

⁸³ Lehrman écrit : « The analysis of behaviour mechanisms at different levels shows that it is frequently misleading to speak of behaviour patterns or elements as homologous when they seem to serve similar (or the "same") functions and have superficially similar characteristics. » (Lehrman, D. S., 2001, p. 35).

pas analogie (similarité découlant d'une évolution convergente) et homologie (similarité découlant d'une ascendance commune)⁸⁴.

Cette imposante critique de la part d'un jeune chercheur nord-américain, qu'elle ait ou non caricaturé certains points de la pensée de Lorenz, qu'elle ait ou non été partiellement investie de motifs idéologiques, a eu un impact considérable sur les développements ultérieurs de l'éthologie⁸⁵. Avant d'examiner comment elle a altéré en profondeur, et de façon définitive, la pratique de l'éthologie européenne, il nous faut encore nous attarder sur un second protagoniste, Robert Hinde, jeune éthologue anglais. Le cas de Hinde est particulièrement intéressant puisqu'il exemplifie une démarche critique, à la fois interne et progressive, à l'égard de l'ensemble théorique mis en place par ses prédécesseurs immédiats⁸⁶. Dans un premier temps, Hinde souligne l'ambiguïté et la confusion qui sont associées à la notion de « pulsion » (*drive*) dans l'analyse et la compréhension du comportement animal⁸⁷. Dans un deuxième temps, et prolongeant en quelque sorte l'analyse de Lehrman, Hinde conteste la pertinence de certaines relations causales suggérées par les modèles de Lorenz et de Tinbergen, imprégnés qu'ils sont de l'analogie du réservoir. C'est le cas, notamment, du potentiel d'action spécifique qui « coule vers le bas », des centres supérieurs jusqu'aux mouvements de l'exécution du comportement. La causalité est assumée comme étant unidirectionnelle, n'accordant aucune place à la rétroaction⁸⁸.

⁸⁴ Lorenz, K. Z., 1970 [1937], p. 293. Pour une histoire intéressante de la notion d'homologie, ainsi qu'une discussion pertinente de son usage en biologie, voir Kleisner, K., 2007.

⁸⁵ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 393 et 385.

⁸⁶ Hinde, supervisé officiellement par David Lack pendant son Ph. D. à Oxford, bénéficia des enseignements et du soutien de Tinbergen (Ibid., p. 381 ; Kruuk, H., 2003, pp. 184 et 339).

⁸⁷ Il identifie trois usages distincts du concept de pulsion en éthologie. 1° Un état interne, dû à des facteurs internes et externes (hormones, stimuli, etc), qui cause une action particulière de l'animal ; 2° L'ensemble des facteurs causaux du comportement qui ne sont pas associés aux récepteurs externes ; 3° Le complexe des états internes et externes, et des stimuli, qui conduisent à un comportement particulier (Hinde, R. A., 1956, pp. 324-326, voir aussi Hinde, R. A., 1954, Hinde, R. A., 1959, et Hinde, R. A., 1960).

⁸⁸ "The causal relations in such a scheme are one-way only-from above downwards. There is thus no place for feed-back stimuli which result from the activity and influence the ' higher centres '. Such stimuli are now known to play an essential role in the control of behaviour." (Hinde, R. A., 1956, pp. 323-324).

Certes, les critiques de Lehrman et de Hinde, loin d'être isolées dans les années 50, ne permettent pas de dresser un portrait complet de l'ensemble des reproches dirigés contre l'éthologie à cette époque. Un examen plus fouillé serait nécessaire afin d'en apprécier toutes les subtilités. Néanmoins, ces deux critiques permettent d'éclairer un certain nombre de conséquences découlant directement d'une insatisfaction grandissante à l'égard de plusieurs éléments théoriques centraux pour la discipline. D'une façon générale, ces critiques seront d'importance mineure dans un premier temps. Ce n'est que quelques années plus tard que la profondeur des changements amorcés pendant cette courte période devient évidente.

La réception initiale de l'article de Lehrman crée une véritable commotion parmi les éthologues européens⁸⁹. Rapidement, une partition s'amorce au sein de cette communauté scientifique. Les réactions de Tinbergen et de Lorenz, ainsi que celles de leurs écoles respectives dans une certaine mesure, s'avèrent diamétralement opposées. Lorenz refuse radicalement d'accepter la moindre remise en cause de ses thèses. Il choisit d'en défendre l'originalité et l'utilité pour l'entreprise éthologique, préférant formuler ses propres critiques plutôt que de répondre directement à ses détracteurs⁹⁰. Pour l'essentiel, et ce jusqu'à la fin de sa carrière, Lorenz révisera peu sa position⁹¹. La réaction de Tinbergen est plus nuancée et constructive. Non seulement apprécie-t-il rapidement plusieurs points de la critique mais, aussi, il parvient plus tard à en intégrer l'essentiel dans son programme de recherche : l'importance de l'ontogenèse du comportement, le dépassement de la sémantique hasardeuse des éthologues, la prudence dans l'identification des composantes

⁸⁹ Griffiths, P. E., 2004, pp. 627-629.

⁹⁰ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 390-393. Un extrait, tiré d'un texte écrit beaucoup plus tard (1967), en donne une enrichissante illustration. A propos des trois principales positions concernant le caractère inné, Lorenz écrit : « Dans la première, celle de la majorité des psychologues américains, je crois pouvoir relever plusieurs graves fautes de raisonnement logique et biologique. La seconde est celle qu'adoptent la plupart des actuels spécialistes du comportement en pays de langue anglaise ; ceux-ci, à mon avis, ont perdu l'usage d'une notion capitale, en partie par excès de prudence, en partie parce qu'ils désirent satisfaire autant que possible aux critiques des behavioristes [...] » (Lorenz, K. Z., 1967, p. 11). La troisième position représente le propre point de vue de Lorenz, réaménagé à l'aide de la notion d'« alternance de comportement fixes et acquis ».

⁹¹ Par exemple, lorsque Lorenz publie son manuel d'éthologie (*The Foundations of Ethology*, en version anglaise), en 1978, il présente une reformulation de plusieurs des idées qui avaient marqué la naissance de l'éthologie. Son modèle psycho-hydraulique des actions instinctives continue d'y figurer dans une version révisée (Barlow, G. W., 1991, p. 290 ; Burkhardt, R. W., 2005, p. 465).

innées du comportement, etc.⁹² De plus, au-delà des divergences conceptuelles et méthodologiques, cette critique est pour lui un signe de l'intérêt grandissant que suscite l'éthologie dans la communauté scientifique américaine⁹³. Divergeant en ce sens de l'opinion de Lorenz, Tinbergen participe au rapprochement des idées et des acteurs des deux continents⁹⁴. Ainsi, de par la pertinence de certaines de ses critiques, l'article de Lehrman a-t-il contribué, d'une part, à accélérer les contacts entre psychologues comparatifs et éthologues et, d'autre part, à scinder l'éthologie en deux écoles de pensée, l'une conservatrice et l'autre plus ouvertement progressiste, moins réfractaire aux apports provenant de traditions différentes. C'est exclusivement à travers la question du déterminisme biologique du comportement que cette divergence d'approche, pour l'essentiel méthodologique, glisse sur un plan idéologique dans les années qui suivent. Bientôt, les « conservateurs » ne seront plus ceux qui, comme Lorenz et son école, continuent à s'intéresser à des unités comportementales spécifiques insensibles aux facteurs environnementaux (alors que la biologie du comportement est de plus en plus tournée vers l'étude des interactions environnement-comportement), mais plutôt ceux qui assument le déterminisme génétique de certains aspects du comportement humain. Ainsi, dans les années 1970, un certain nombre de scientifiques seront accusés de promouvoir un agenda politique conservateur⁹⁵. Même si le thème du déterminisme biologique fait office de pivot dans chacun des deux débats (Lorenz-Lehrman et Wilson-Lewontin, pour schématiser),

⁹² Tinbergen, N., 1963, pp. 423-424.

⁹³ Dans la préface à *The Study of Instinct*, Tinbergen mentionne que l'un des objectifs de son ouvrage est, notamment, d'attirer l'attention de cette communauté. Il écrit : « First, it is intended to call the attention of Anglo-American workers to research done on the European continent. Almost all of this work has been published in the German language, and much of it has not penetrated into English and American science. » (Tinbergen, N., 1974 [1951], p. xiii).

⁹⁴ Burkhardt, R. W., 2005, pp. 389-390, et 398-402. Le processus de rapprochement des communautés scientifiques américaine et européenne était déjà amorcé depuis un certain nombre d'années. Déjà, en 1948, Tinbergen demande à Frank A. Beach et à Charles Carpenter de faire partie du comité éditorial américain du journal scientifique, *Behaviour*, qu'il vient de créer (Dewsbury, D. A., 1989, p. 101). De la même façon, en 1957, l'ASAB invite la toute nouvelle Animal Behavior and Sociobiology Section of the Ecological Society of America à dorénavant participer à la publication du *British Journal of Animal Behaviour*. Celui-ci sera rebaptisé *Animal Behaviour* (Durant, J. R., 1986, pp. 1614-1615).

⁹⁵ Notamment, le psychologue Arthur R. Jensen, dont les travaux portent sur les différences raciales de quotient intellectuel (Jensen, A., 1969), le psychologue Richard J. Herrnstein (1930-1994), qui établit des corrélations entre les différences de quotient intellectuel et l'appartenance à certains groupes ethniques et/ou socioéconomiques (Herrnstein, R. J., 1971) et, finalement, Edward O. Wilson, qui présente le comportement humain comme largement déterminé par des éléments génétiques dans le dernier chapitre de *Sociobiology* (Segerstråle, U., 2000, pp. 15-16).

leurs teneurs diffèrent considérablement⁹⁶. Alors que Lehrman condamne la méthode périmée de Lorenz, Lewontin s'attaque à une production scientifique nouvelle et, surtout, aux intentions prêtées à l'auteur de *Sociobiology*⁹⁷.

Au-delà du débat, le rapprochement de l'éthologie et de la psychologie comparative participe surtout au développement de la pratique analytique et expérimentale des éthologues. A partir de cette période, la quantification acquiert une place de plus en plus importante dans l'investigation éthologique du comportement. L'observation et la mise en place d'expériences simples n'apparaissent plus comme entièrement satisfaisantes pour progresser dans la compréhension des multiples facettes du comportement animal. Dans la conception des dispositifs expérimentaux, l'originalité, essentielle dans le développement initial et l'institution de l'éthologie, cède en quelque sorte le pas à l'exigence de rigueur. En fait, il n'importe plus seulement de provoquer ce que l'on désire étudier chez un organisme. Il faut encore que l'investigateur maîtrise les interférences et phénomènes confondants qui pourraient invalider les résultats, voire même toute la démarche. Si l'éthologie classique pouvait se targuer d'avoir mis fin au penchant anecdotique de l'approche naturaliste du comportement animal, l'éthologie qui survit aux critiques des années 50 peut quant à elle revendiquer un plus grand souci d'objectivité scientifique.

Finalement, l'ensemble des critiques adressées à l'éthologie classique engendre une dernière importante conséquence : l'ouverture de la discipline. Dans un premier temps, les interactions entre éthologues et psychologues comparatifs donnent lieu à une perception plus biologique des processus d'apprentissage, eux-mêmes sujets à la sélection naturelle⁹⁸. Les séquences de comportement ne sont plus aussi prestement identifiées, ou décortiquées, selon la franche dichotomie de l'inné et de l'acquis, comme l'avaient soutenu les premiers éthologues⁹⁹. Aussi, pour Tinbergen et la frange la plus progressiste des éthologues, la formulation d'inférences à partir de comparaisons interspécifiques simples n'est plus une

⁹⁶ Barlow, G. W., 1991, considère que les deux débats s'inscrivent dans une continuité. Ce faisant, il amalgame leurs dimensions épistémologique et idéologique.

⁹⁷ Segerstråle, U., 2000, pp. 13-34.

⁹⁸ Barlow, G. W., 1989, p. 7.

⁹⁹ Ibid., p. 6.

démarche complètement satisfaisante. Comme Lehrman le souligne dans sa critique de l'approche lorenzienne, une certaine réserve s'impose en regard des conclusions formulées à la suite d'une telle entreprise. La comparaison de différences observées atteint rapidement des limites que seule une approche plus proactive, plus expérimentale, parvient à franchir. Par ailleurs, dans la foulée de l'article de Lehrman, l'intérêt pour l'ontogénie des activités comportementales acquiert progressivement une plus grande importance¹⁰⁰. Jusque-là, la distinction stricte entre déterminations innées et environnementales du comportement imposait une importante restriction quant aux phénomènes pouvant être étudiés. Avec l'affaiblissement du cadre théorique dichotomique, il devient plus légitime d'aborder des activités comportementales complexes, notamment sous l'angle de leur développement. Inévitablement, à partir des années 60, l'éthologie, « l'étude biologique du comportement »¹⁰¹ selon les mots de Tinbergen, regroupe une telle diversité dans l'investigation des phénomènes que son unité commence à en être éprouvée¹⁰². Face à cette multiplication des approches expérimentales regroupées sous la même bannière, la question se pose bientôt aux éthologues fondateurs de savoir s'ils veulent restreindre l'ouverture de la discipline, en limitant la participation à l'International Congress of Ethology par exemple, ou s'ils acceptent de la laisser se transformer par elle-même. Tinbergen, contrairement à certains de ses collègues, se prononce clairement en faveur de la seconde option¹⁰³.

2.4 Transformations et transition

Au moment où les domaines de l'écologie et de l'évolution connaissent un développement florissant, leur influence sur l'ensemble de la biologie, et plus particulièrement sur la biologie du comportement, devient considérable. Le thème de l'évolution, notamment, impose à l'investigateur une réflexion de fond quant aux

¹⁰⁰ Cette thématique sera surtout poursuivie par les éthologues de Cambridge, notamment avec les travaux de Thorpe et Hinde sur les phénomènes d'apprentissage chez les oiseaux. L'équipe d'Oxford, sous la direction de Tinbergen, continuera à traiter cette question de façon secondaire (Barlow, G. W., 1991, p. 290).

¹⁰¹ Tinbergen, N., 1974 [1951], p. v ; Tinbergen, N., 1963, p. 411.

¹⁰² Tinbergen, N., 1963, p. 410.

¹⁰³ Ibid., p. 430, Barlow, G. W., 1989, p. 2 , Burkhardt, R. W., 2005, p. 404.

perspectives permettant d'aborder un phénomène tel que le comportement animal. Parmi les éthologues classiques, Tinbergen est certainement celui qui témoigne le plus explicitement de cette préoccupation dans ses écrits. Dans *The Study of Instinct* (1951), elle est manifeste puisqu'elle préside à l'entière organisation de l'ouvrage. Ainsi, dans le but de présenter de façon simple et limpide les différents angles selon lesquels est appréhendé le comportement animal, Tinbergen les traite dans des chapitres distincts. A cette étape de son parcours scientifique, l'éthologue n'associe pas encore les diverses perspectives d'investigation du comportement avec le thème des quatre types de causalité se prêtant à l'investigation en biologie¹⁰⁴. Ce sera le cas dans *On Aims and Methods of Ethology* (1963), véritable réflexion épistémologique sur le statut actuel et les développements futurs de la discipline. Dans cet article, et selon un procédé assez proche de celui du texte de 1951, Tinbergen aborde chacun des quatre types de causalité de façon disjointe, dans des sections indépendantes¹⁰⁵. Alors que *The Study of Instinct* traite principalement des mécanismes qui règlent le comportement, touchant sommairement aux considérations développementales, adaptatives et évolutives, l'article de 1963 se présente comme un manifeste en faveur d'une approche mieux proportionnée des différentes facettes du comportement. Ainsi, selon Tinbergen, au-delà du rapprochement de l'éthologie avec la physiologie et la psychologie¹⁰⁶, qui confirme non seulement l'intérêt de l'étude des mécanismes

¹⁰⁴ A ce stade de notre démarche, la meilleure façon d'exprimer ce qui distingue les quatre formes de causalité dans l'étude du comportement nous semble être le type d'interrogations utilisées pour les traduire. Martin et Bateson (2007, pp. 2-4) utilisent ce procédé didactique. Nous reprenons ici l'essentiel de leur exposé :

1° La causalité proximale ou le contrôle. Comment fonctionne le comportement observé ? Quels sont les stimuli qui initient un comportement ? Quels sont les mécanismes neurobiologiques, psychologiques ou physiologiques sous-jacents qui régulent le comportement animal ?

2° Le développement ou l'ontogénèse. Comment le comportement s'est-il développé ? Quels facteurs ont influencé le développement du comportement pendant la vie de l'individu ?

3° La fonction. A quoi sert le comportement ? Comment un comportement contribue à la survie et à la reproduction d'un individu dans son environnement physique et social ?

4° L'histoire évolutive ou la phylogénèse. Comment le comportement a-t-il évolué ? Quels sont les facteurs qui ont contribué à la mise en place du comportement au cours de l'histoire évolutive ? Comment la comparaison entre différentes lignées peut permettre de comprendre cette histoire ?

¹⁰⁵ Comme le souligne Dewsbury, Tinbergen n'est pas le premier à tenter d'ordonner les types de questions orientant l'investigation dans les sciences biologiques (Dewsbury, D. A., 1992, Dewsbury, D. A., 1994, et Dewsbury, D. A., 1999).

¹⁰⁶ « [...] I believe, how analyses of behaviour mechanisms which were initiated in the earlier ethological studies are moving towards a fusion with the fields conventionally covered by Neurophysiology and Physiological Psychology. As far as the study of causation of behaviour is concerned the boundaries between

physiologiques du comportement mais, aussi, l'importance de la rigueur dans ce type d'investigation, se fait jour un vaste domaine scientifique que seuls les éthologues semblent avoir commencé à effleurer : l'évolution des formes de comportement et leurs fonctions adaptatives. Tinbergen, dans *On Aims and Methods...*, invite à réorienter l'investigation, de la physiologie du comportement, prédominante à cette époque en raison du rapprochement de l'éthologie et de la psychologie comparative, en direction de considérations évolutives plus marquées. L'éthologue reconnaît que, en ce qui a trait à l'étude des mécanismes et des causes du comportement, les deux disciplines ont bel et bien convergé vers un objet commun¹⁰⁷. Néanmoins, pour lui, l'éthologie se distingue parce qu'elle touche un champ d'investigation plus large que celui de la psychologie comparative. L'étude des valeurs de survie, de l'histoire évolutive et de l'ontogenèse du comportement représentent les pistes que doit aussi poursuivre l'éthologue. C'est apparemment pour faire ressortir la complémentarité et l'importance de ces approches que Tinbergen reprend, toujours dans le programme *On Aims and Methods...*, la distinction entre les causes proches/proximales et les causes lointaines/ultimes, présentée dans *The Study of Instinct* et développée de façon plus exhaustive par Ernst Walter Mayr (1904-2005)¹⁰⁸. En effet, les deux grandes catégories apparaissent aussi importantes l'une que l'autre, traçant en quelque sorte une franche ligne de partage au sein des sciences biologiques, et regroupent chacune un corps d'interrogations qu'aucune approche globale du comportement animal ne peut ignorer. L'investigation des causes proches/proximales, orientée vers les mécanismes et l'ontogenèse des activités comportementales, complète plutôt qu'elle ne remplace l'investigation des causes lointaines/ultimes, tournées elles vers la compréhension des fonctions adaptatives et de l'histoire évolutive du comportement¹⁰⁹.

these fields are disappearing, and we are moving fast towards one Physiology of Behaviour, ranging from the behaviour of the individual and even of supra-individual societies all the way down to Molecular Biology. » Tinbergen, N., 1963, p. 415).

¹⁰⁷ Ibid., p. 416.

¹⁰⁸ Mayr, E., 1961, p. 1503.

¹⁰⁹ Dewsbury, D. A., 1999, p. 191, souligne justement que ce n'est pas Tinbergen qui effectue ce rapprochement entre les deux catégories de cause, et les quatre grandes questions de la biologie. Par ailleurs, plusieurs auteurs effectuent une seconde distinction catégoriale, interne à celle des causes proximales et des causes ultimes. Il s'agit du partage entre les aspects immédiats et les aspects historiques. Ainsi, selon cette seconde ligne de partage, les questions de mécanismes et de fonction adaptative du comportement sont rangées dans le premier groupe, alors que celles du développement et de l'histoire évolutive concernent le second. Pour une expression récente de ce découpage en quatre catégories, voir Martin, P. et Bateson, P.,

Cette distinction de Mayr, tout comme l'analyse des visées et méthodes de l'éthologie par Tinbergen, instancient un certain nombre de transformations ayant cours dans les sciences biologiques de cette époque. Ces textes n'anticipent les développements futurs de l'investigation du vivant que dans la seule mesure où ils conçoivent et caractérisent l'importance de l'explication évolutionniste dans la compréhension des phénomènes biologiques. Les deux auteurs attribuent aux considérations évolutionnistes une sphère distincte, se démarquant du domaine des mécanismes physiologiques et développementaux, autant par le type de protocoles expérimentaux nécessaire pour leur investigation, que par le genre de prédictions et d'explications qu'elles engagent. Pour le biologiste comme pour l'éthologue, aborder un phénomène biologique sous l'angle de l'évolution ajoute à la compréhension des mécanismes et des éventuelles fonctions pouvant leur êtres associés¹¹⁰. Puisque la distinction des deux grandes catégories de causes précède largement les articles programmatiques de Mayr et de Tinbergen, il est délicat d'évaluer l'impact effectif qu'ont exercé ces textes sur la conception de la causalité en biologie du comportement et, a fortiori sur l'écologie comportementale. Cependant, il apparaît évident que la reprise par Tinbergen de la conception des quatre problèmes, indispensable à une biologie du comportement qui se veut complète, a connu une importante fortune. En fait, les « Quatre questions de Tinbergen » sont quasi systématiquement évoquées dans les manuels de cours, les *textbooks*, même si elles ne président plus à l'organisation des ouvrages¹¹¹. Aussi, l'emphase de *On Aims and Methods...* sur l'importance de la valeur de survie des activités comportementales semble bien annoncer un chapitre précis, bien circonscrit, de l'investigation du comportement animal en milieu naturel.

Indépendamment de cette mosaïque d'approches disjointes qui se donne aux biologistes du comportement de l'époque, il ne fait aucun doute qu'un certain nombre d'éléments supplémentaires ont contribué de façon plus directe à la mise en place de

2007, p. 2. Pour une analyse historique des modes de partition de la causalité en biologie, en deux ou quatre catégories, voir les tableaux récapitulatifs dans Dewsbury, D. A., 1992, pp. 92 et 95.

¹¹⁰ Mayr, E., 1961, p. 1502.

¹¹¹ Pour ne citer que quelques exemples, les « Quatre questions de Tinbergen » sont présentées dans Alcock, J., 1973, Krebs, J. R. et Davies, N. B., 1978b, Campan, R. et Scapini, F., 2002 et Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F., 2005b.

l'écologie comportementale. En fait, avec les apports de disciplines scientifiques connexes, c'est un véritable processus d'objectivation de l'investigation des comportements animaux qui prend place. Il importe de nous y attarder afin de bien comprendre en quoi consiste la fin de l'éthologie classique. Nous l'avons mentionné plus haut, l'éthologie classique s'est développée comme discipline en dépassant le réalisme, minutieux mais naïf, caractéristique de l'approche naturaliste. C'est dans cette seconde phase, et notamment au contact de certains acteurs de la psychologie comparative américaine, que la compréhension du comportement progresse en direction d'un rationalisme appliqué, que s'organise une forme de rationalité scientifique dédiée au comportement¹¹². Deux éléments essentiels nous paraissent justifier cette affirmation. D'abord, pour ceux qui se revendiquent de l'approche éthologique, il apparaît de moins en moins approprié de procéder à l'analyse d'une activité comportementale particulière sans adopter au préalable un cadre théorique minimal, que cette analyse soit entreprise par la déconstruction de l'activité en coordinations héréditaires (point de vue moteur), en phases de réalisation (point de vue hiérarchique) ou en regard des stimuli déclencheurs (point de vue perceptuel-physiologique). Le phénomène s'avère d'une telle complexité –les psychologues ont souligné avec véhémence l'importance de l'influence de l'environnement sur le comportement, aussi bien que le caractère quelque peu arbitraire de l'identification des coordinations héréditaires– qu'il doit être, en quelque sorte, réévalué. En d'autres mots, afin de pouvoir être étudié de façon rigoureuse et scientifique, le comportement (et les activités comportementales qui le déclinent) doit être apprécié selon une perspective particulière et explicite. Même si les éthologues classiques n'ont jamais perdu de vue l'unité organique de l'animal, il semble néanmoins que leurs investigations des instincts aient, en quelque sorte, négligé la totalité organique du comportement. C'est en attirant l'attention sur cette totalité que l'article *On Aims and Methods...* contribue à la progression du rationalisme en biologie du comportement. Il est

¹¹² Bien que l'ouvrage s'intéresse à une autre discipline, *Le matérialisme rationnel* analyse les étapes constitutives d'une discipline scientifique contemporaine. Même si la biologie du comportement n'a vraisemblablement pas atteint l'unité et la cohésion théorique de la chimie, une part de l'analyse de Bachelard demeure valide. Celle-ci peut être exprimée en une citation lumineuse : « En somme, un rationalisme de plus en plus opérant s'insinue dans le réalisme naïf de la chimie, dans le *matérialisme naïf*. Ce rationalisme en acte réclame de nouvelles expériences et discrédite sans cesse des expériences immédiates. C'est le rationalisme qui, peu à peu, pose les problèmes. Il est la conscience même des problèmes qui se posent, des problèmes qui *doivent être posés*. » (emphase originale, Bachelard, G., 2000 [1953], p. 7). Au sujet de la question de la rationalité du rationalisme appliqué, voir Bachelard, G., 1970 [1949], pp. 131-132.

aisé de comprendre pourquoi : avant de prétendre étudier rationnellement une facette du comportement animal, il fallait d'abord que les investigateurs en acquièrent une compréhension globale. Aussi, le fait de concevoir le comportement animal en regard d'un ensemble plus vaste d'implications biologiques et théoriques, ce que la formule « les quatre questions de Tinbergen » permet, lorsqu'elle n'est pas simplifiée à outrance, nous apparaît être l'une des conditions de possibilité du renouvellement de l'approche analytique.

Le second élément qui atteste de l'apparition, à cette époque, d'un nouveau rationalisme dans l'étude du comportement concerne la conduite même des investigations. En parallèle à la mise en place d'une conception plus discursive du comportement, des moyens techniques et conceptuels nouveaux infiltrent l'étude du comportement animal depuis d'autres domaines de recherche. Selon toute apparence, l'apport de ces outils a été décisif dans le passage de l'étude de l'instinct et des activités instinctives à un véritable rationalisme du comportement et des activités comportementales. La distance entre les deux états est importante. L'investigation des coordinations héréditaires, accompagnée de toute une théorie des instincts, projette le comportement animal dans un système restreint, confiné, qui exclut du domaine de l'analyse plusieurs aspects du phénomène. Pour s'en convaincre, il suffit de songer à tous ces mouvements moteurs qui, pour diverses raisons (trop variables, ne pouvant pas être clairement rattachés au système pulsion-activité comportementale, etc.), ne sont pas considérés comme des coordinations héréditaires. La valeur heuristique de la théorie des instincts, si elle a été positive comme l'ont cru un moment les éthologues classiques¹¹³, ne pouvait être que temporaire. En fait, le système se révèle inapte à stimuler l'investigation du développement d'activités complexes ou de leurs éventuelles fonctions adaptatives. L'état vers lequel s'achemine l'étude du comportement à cette époque ne s'inscrit pas dans un horizon de continuité avec ce qui précède. Le rationalisme du comportement animal qui se met en place ne substitue pas à la théorie des instincts un système d'explication différent, non plus qu'il ne la reprend dans un système

¹¹³ A propos de la conception hiérarchique des activités instinctives qu'il a contribué à développer, Tinbergen écrit : « This hypothesis of the mechanism of instinctive behaviour, though supported by relatively few and very fragmentary facts and still tentative therefore, seems to cover the reality better than any theory thus far advanced. Its concreteness gives it a high heuristic value, and it is to be hoped that continued research in the near future will follow these lines and fill in, change, and adapt the sketchy frame. » (Tinbergen, N., 1974 [1951], p. 107).

plus vaste ou plus riche. Cette théorie des instincts n'est ni remplacée ni réduite. Plutôt, la théorie, unique et superficiellement unificatrice, est éclipsée par les problèmes scientifiques eux-mêmes. Ce qui guide l'investigateur n'est plus un cadre conceptuel rigide et posé a priori, mais le jeu des interrogations supplémentaires que le problème initial dissimulait. En se désintéressant provisoirement de ce que l'animal accomplit sous ses yeux, en refoulant aussi ces explications immédiates dont l'imagination est fertile, le scientifique se donne les moyens d'entreprendre une démarche qui repose de moins en moins sur sa propre subjectivité (sur son estimation personnelle de l'intensité d'une séquence d'actions par exemple), et davantage sur la forme particulière d'intersubjectivisme que constituent la cité scientifique et sa rationalité propre. L'investigation devient plus objective et rigoureuse parce qu'une communauté établit les standards de ce qui est objectif et rigoureux.

Si les Quatre questions de Tinbergen ont généré une conception à la fois plus globale et mieux intégrée du comportement, elles n'ont toutefois joué aucun rôle dans la progression de l'objectivité de la biologie du comportement. Certes, ces questions ont une valeur heuristique, mais elles n'affectent en rien le déroulement des travaux de recherche ou le traitement des données. Ce sont plutôt les outils, et notamment ceux de type mathématique, qui apportent à l'étude du comportement la possibilité d'investir des questions qui n'étaient pas envisageables dans l'éthologie classique. Ainsi, dans le cadre du rationalisme qui se met en place à cette époque, l'investigation du comportement progresse selon un double mouvement. D'une part, elle chemine de questions en questions, prenant plus de distance en regard de ce qui est accessible à l'œil du naturaliste, selon un schème discursif en quelque sorte libéré du cadre théorique étroit jusque-là de rigueur. D'autre part, elle accède, par l'intermédiaire d'outils techniques et conceptuels, à des ordres de phénomènes qui, autrement, lui demeureraient interdits. Pour éclairer cette transition, et illustrer son caractère fondamental, il suffit de considérer l'étude de l'activité d'approvisionnement en nourriture chez une espèce d'oiseau, la mésange charbonnière (*Parus major*). Par exemple, c'est une chose de décrire l'enchaînement des coordinations héréditaires, ainsi que les stimuli qui déclenchent chacune des coordinations de la séquence, ou encore d'étudier les séquences d'actions exécutées en présence d'un compétiteur pour

une source de nourriture¹¹⁴. Cela en est une toute autre de comparer, à l'aide de montages expérimentaux, le succès dans la découverte de nourriture d'un seul individu par rapport au succès d'un groupe, ou de vérifier si le taux de prise d'énergie est maximisé dans certaines situations, ou encore de tenter d'établir comment les individus répartissent leur temps entre plusieurs activités. Ces trois cas d'étude attestent de l'enrichissement du type de problèmes étudiés, aussi bien que de l'usage grandissant d'outils inconnus à l'éthologie classique¹¹⁵.

Nous avons souligné comment la psychologie comparative a influencé la rigueur expérimentale des éthologues classiques. Avec la popularisation de l'éthologie, et l'expansion de sa pratique, il était inévitable que l'originalité des travaux fondateurs de Lorenz, Tinbergen et Von Frish s'estompe, et que les travaux de recherche simples se structurent en une discipline proprement scientifique, discursive et autocritique. Participant à ce processus interne, complétant ainsi l'apport de la psychologie, un second courant d'investigation a eu un impact déterminant sur l'étude du comportement animal. Il s'agit de la biologie des populations. C'est par l'intermédiaire de cette discipline que les premières modélisations mathématiques du comportement voient véritablement le jour¹¹⁶. Certes, des formes sommaires de représentations mathématiques étaient déjà courantes chez les éthologues, notamment en ce qui concerne la fréquence de réponse aux stimuli¹¹⁷, et même chez certains psychologues du début du siècle¹¹⁸, mais il ne s'agissait pas encore de modèles mathématiques tels que ceux qui attireront plus loin notre attention. Pour cette raison, il importe de ne pas se méprendre au sujet du rôle décisif qu'ont joué Lorenz,

¹¹⁴ Hinde, R. A., 1953, pp. 206-211.

¹¹⁵ Le premier cas présente le plus de similitude avec les investigations effectuées en éthologie classique (Krebs, J. R., MacRoberts, M. H. et Cullen, J. M., 1972). En revanche, les deux derniers cas nécessitent l'usage d'outils qui n'étaient pas disponibles aux éthologues, à savoir un outil conceptuel (un modèle d'optimisation, Krebs, J. R., Erichsen, J., *et al.*, 1977) et un outil technique (la détection radio, East, M. L. et Hofer, H., 1986).

¹¹⁶ Notamment, avec les publications de Andrewartha, H. G. et Birch, L. C., 1954, et Lack, D., 1954.

¹¹⁷ Tinbergen présente des graphiques illustrant la fréquence des réponses aux stimuli en fonction du temps ou du nombre de présentations de ces stimuli (Tinbergen, N., 1974 [1951] (pp. 57-63)). Ces graphiques ont une fonction plus rhétorique qu'heuristique. Ils illustrent l'hypothèse de l'additivité de certains facteurs internes responsables de la spontanéité d'activités comportementales, ils ne constituent pas une confirmation mathématique ou statistique de l'hypothèse elle-même.

¹¹⁸ Par exemple, Watson illustre par un graphique le temps d'apprentissage d'un tracé de labyrinthe en fonction du nombre de tentatives de l'animal (Watson, J. B., 1924, p. 169).

Tinbergen et Von Frish dans le dépassement des études et recensions naturalistes, essentiellement non-expérimentales. Bien qu'ils ne soient certainement pas les seuls, ni même les premiers à s'être engagés sur la voie expérimentale, leurs travaux respectifs, en raison de leur habileté indéniable à communiquer, sont ceux qui ont eu le plus grand retentissement pour l'éthologie¹¹⁹. Tôt dans leur carrière, ces trois récipiendaires du Nobel de Médecine (1973) ont intégré l'expérimentation, la manipulation des phénomènes immédiatement donnés, à leur démarche d'investigation. En regard de la modélisation, thème sur lequel nous serons amenés à revenir, Lorenz est sans doute celui qui a apporté la contribution la plus importante. En formulant son modèle psycho-hydraulique des comportements instinctifs animaux, de nature strictement verbale, Lorenz mettait au premier plan un outil d'investigation inédit dans l'étude du comportement animal. Que les développements subséquents de la biologie du comportement n'aient pas retenu ses efforts de conceptualisation et de modélisation n'amointrit aucunement leur importance historique.

Tinbergen, dans *On Aims and Methods*, constate clairement que des changements sont à l'œuvre dans l'investigation du comportement animal¹²⁰. Il reconnaît l'importance de la démarche expérimentale pour la validation des hypothèses issues de l'observation et de la comparaison¹²¹. De plus, il considère les premiers efforts de modélisation, ceux de Lorenz et les siens, comme étant trop simplificateurs, inaptes à

¹¹⁹ Par exemple, Fabre entreprend des séries de manipulations, simples et systématiques, sur les actions des insectes qu'il observe. Ses notes sur les guêpes fouisseuses, plus particulièrement en ce qui concerne la paralysie de la proie et son transport jusqu'au terrier, quoiqu'elles soient parsemées de commentaires affectés, permettent d'apprécier une véritable démarche scientifique (Fabre, J.-H., 1879, pp. 147-179). Le fait que Fabre n'ait jamais été considéré comme un éthologue, en dépit de l'avancement de sa démarche, doit certainement être attribué à un ensemble complexe de facteurs (notamment, la personnalité modeste de l'auteur, sa rédaction en français dans un style anecdotique, sa distance par rapport au monde universitaire, l'intérêt peu développé pour les insectes, etc.) mais, surtout, à son refus d'endosser le transformisme (Thomas, M., 1926, pp. 12 et 48).

¹²⁰ « Much of the early ethological work contained a good deal of description and, in these first days of reconnaissance, of taking stock, we tended to think of "ethograms" as hundred-page papers which could contain about all we wanted to know about a species. Even this modest aim, a very sketchy description, was reached for very few species only. We must hope that the descriptive phase is not going to come to a premature ending. *Already there are signs that we are moving into an analytical phase, in which the ratio between experimental analysis and description is rapidly increasing.* [...] Contempt for simple observation is a lethal trait in any science, and certainly in a science as young as ours. » (Nous avons ajouté l'emphase. Tinbergen, N., 1963, p. 412).

¹²¹ Ibid., pp. 421-422.

rendre compte de la complexité du phénomène qu'ils sont supposés représenter. Pour l'essentiel, en écrivant cette remarque, Tinbergen se fait le relais des critiques qu'avaient déjà suscitées ces tentatives de substantialisation physiologique des mécanismes du comportement¹²². Son autocritique ne semble pas même reconnaître l'importance de ces modèles pour la constitution et le développement de l'éthologie classique. Pourtant, et peut-être précisément en raison de leur caractère simplificateur, ces représentations physiologisées des mécanismes du comportement ont joué un rôle capital pour l'organisation et la diffusion initiale de la nouvelle discipline¹²³. Quoi qu'il en soit, avec cette remise en question du cadre conceptuel et des présupposés théoriques utilisés jusque-là, et en dépit de certaines appréhensions des premiers éthologues¹²⁴, l'investigation du comportement animal progresse sous l'impulsion d'approches beaucoup plus expérimentales que théoriques. Il en est ainsi jusqu'à la fin des années 60.

Parallèlement à l'abandon progressif des modèles de l'action instinctive de Lorenz et de Tinbergen –véritables formalisations des fondements théoriques originaux de l'éthologie–, sont développés des modèles strictement mathématiques de phénomènes biologiques. Comme plusieurs l'ont souligné, les travaux de formalisation de certaines relations entre des variables populationnelles et des paramètres environnementaux (écologiques) ont constitué un apport décisif de Robert Helmer MacArthur (1930-1972)¹²⁵. Ses travaux diversifiés, notamment ceux portant sur la cohabitation des espèces dans les communautés écologiques, ainsi que leurs interactions, ou ceux portant sur l'évolution de stratégies optimisant l'aptitude phénotypique, sont à plusieurs égards considérés comme fondateurs¹²⁶. Dans la foulée de ces travaux en biologie des populations et en écologie, l'investigation des relations entre les organismes de différentes espèces, et entre les

¹²² Tinbergen utilise l'expression « physiologisation » pour désigner la substantialisation physiologique (Ibid., p. 415). Hinde, dans son importante critique de la notion de pulsion (*drive*), emploie le terme de réification (Hinde, R. A., 1956, p. 325-326).

¹²³ C'est ce dont témoigne Hinde, plusieurs années avant même la publication de *On Aims and Methods* : « These two models have thus played a fundamental role in the important recent advances in the study of animal behaviour for which Lorenz and Tinbergen have been mainly responsible. » (Hinde, R. A., 1956, p. 322).

¹²⁴ Notamment, Lorenz, K. Z., 1973 (voir la note 8, page 7).

¹²⁵ Fretwell, S. D., 1975, Krebs, J. R. et Davies, N. B., 1978b, et Wilson, E. O. et Hutchinson, E. G., 1989.

¹²⁶ Pour un survol des apports les plus significatifs de MacArthur, consulter Fretwell, S. D., 1975.

organismes et l'environnement dans lequel ils vivent, donne jour à une série de contributions majeures. C'est dans ce contexte que l'usage de modèles mathématiques en vient éventuellement à occuper une place déterminante dans l'étude du comportement animal. En fait, dès le milieu des années 60, et surtout pendant la décennie 70, les efforts de modélisation se multiplient, non seulement en raison des succès de l'usage d'outils mathématiques pour décrire et prédire des phénomènes biologiques mais, aussi, en raison d'un apport continu de nouvelles hypothèses de travail concernant les mécanismes de l'évolution et de la sélection naturelle. En raison du rôle, direct ou indirect, qu'elles ont joué pour la constitution de l'écologie comportementale et le développement de l'ensemble de la biologie évolutionniste, de très nombreuses contributions utilisant des modèles mathématiques peuvent être évoquées. Nous reviendrons en détail sur plusieurs d'entre elles au cours de notre analyse mais, afin de situer le lecteur, autant d'un point de vue chronologique que typologique, il semble important de donner un bref aperçu des principaux thèmes d'investigation qui se développent pendant cette période. La figure qui suit, sans prétendre être exhaustive, illustre schématiquement les grandes lignes de recherche qui convergent vers l'écologie comportementale :

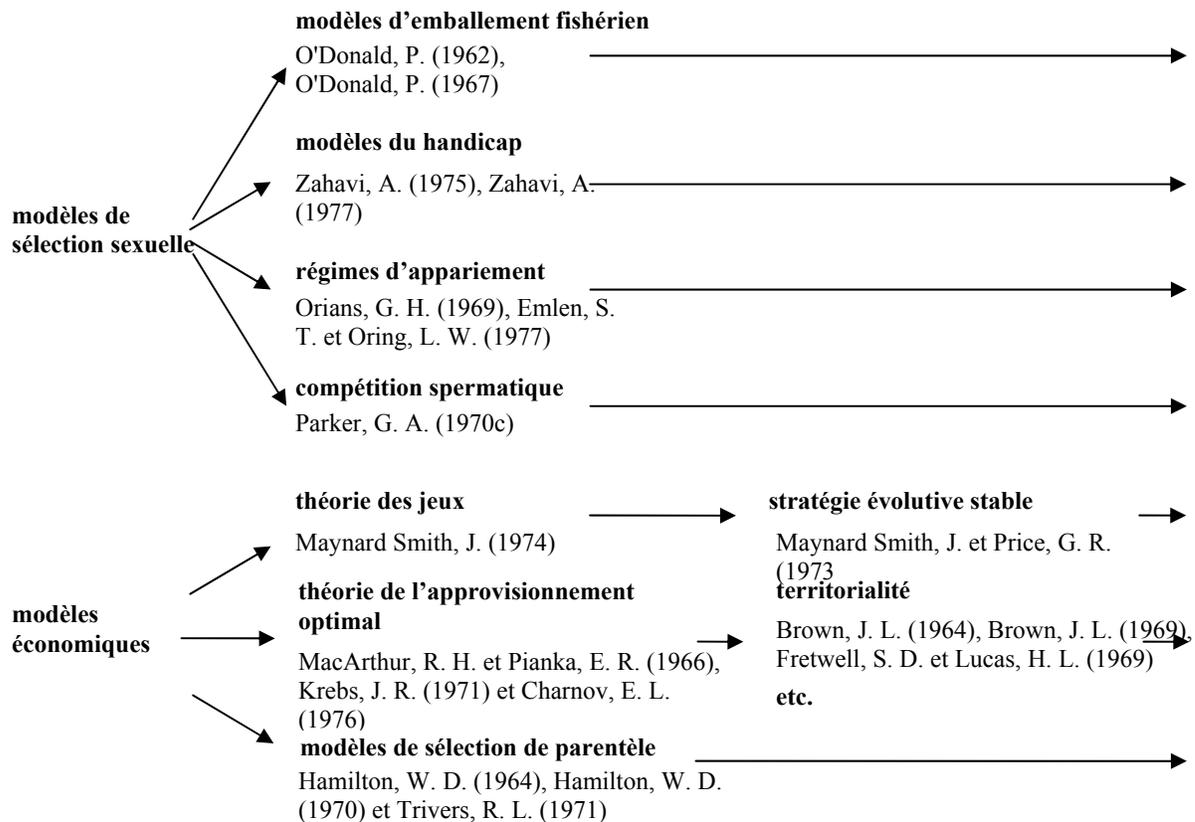


Figure 1 : Représentation schématisée des principales démarches ayant contribué à la constitution de l'écologie comportementale.

Au final, ces apports de la psychologie comparative et de la biologie des populations, conjugués aux travaux sur l'évolution et la sélection naturelle, ont radicalement transformé le visage de l'investigation en éthologie. En seulement deux décennies, la discipline, après avoir essuyé un certain nombre de critiques, autant à propos de sa méthode que de ses présupposés théoriques, se voit alimentée par un nombre croissant d'apports expérimentaux et conceptuels. Peu à peu, le comportement animal, en tant qu'objet spécifique de l'investigation naturaliste, cède du terrain à des considérations plus abstraites parce qu'issues d'un rationalisme. L'organisme animal demeure bien sûr le point focal de la biologie du comportement, mais il n'est plus nécessairement ce qui inspire et suscite la démarche d'investigation. Par exemple, l'étude de la mouche scatophage (*Scatophaga stercoraria*) n'a pas contribué à la découverte de la distribution libre idéale,

mais elle a plutôt contribué à montrer que la distribution libre idéale est une hypothèse pertinente d'un point de vue biologique¹²⁷. La conclusion est capitale, mais sa formulation n'est pas conditionnée par une espèce particulière. De façon générale, le déchiffrement du comportement animal, de ses actions motrices et activités, autant que la compilation de volumineuses descriptions, ne constituent plus qu'une étape préliminaire à la validation expérimentale d'hypothèses portant sur des questions mieux cernées et de portée plus générale. L'ensemble des travaux utilisant une forme ou l'autre d'analyse économique (optimisation et théorie des jeux) en témoigne suffisamment.

Cette thèse d'un processus d'objectivation de la biologie du comportement, d'une constitution progressive d'un rationalisme du comportement animal, affirme que le passage progressif de l'éthologie à l'écologie comportementale n'est donc pas, de prime abord, un processus découlant d'avancées techniques ou scientifiques radicalement novatrices¹²⁸. Aucune innovation ou découverte particulière n'a entraîné seule l'éthologie classique vers ce qui allait devenir une nouvelle discipline. Au-delà de l'importance croissante qu'acquiert l'expérimentation, mode d'investigation constitutif de l'éthologie classique, et au-delà de l'introduction des modèles mathématiques, c'est, plus généralement, une véritable maturation de la démarche d'investigation qui a lieu pendant cette période de transition. D'une certaine façon, cette démarche, de principalement inductive chez les naturalistes et les premiers éthologues, devient plus hypothético-déductive à mesure qu'elle s'inscrit dans le cadre néo-darwinien¹²⁹.

Ainsi, contrairement à ce qui a pu être apprécié du passage de la mécanique newtonienne à la mécanique quantique, l'avènement de l'écologie comportementale ne

¹²⁷ Nous revenons en détails sur ce cas d'étude à la section 4.6.

¹²⁸ Comme nous l'aborderons à la section 5.2, les nouveaux outils, notamment l'informatique et la biologie moléculaire, contribueront à l'écologie comportementale déjà constituée.

¹²⁹ La démarche inductive, rappelons-le, consiste à inférer des conclusions à partir de l'observation, plus ou moins généralisée, d'une série de régularités. La démarche hypothético-déductive, quant à elle, se caractérise par la construction préalable d'hypothèses, souvent par la voie de l'induction, suivie d'une phase expérimentale de confirmation ou de rejet. La majorité des auteurs considèrent que l'induction, même énumérative, n'est pas, en elle-même, le type de démarche qu'utilisent les scientifiques (Lawson, A. E., 2005), voire même que son usage à de telles fins relève tout simplement du mythe (Popper, K. R., 2002, p. 53).

représente pas tant une rupture ou une révolution qu'une restructuration massive. Par rapport au très large champ de l'éthologie classique qui la précède, l'écologie comportementale renonce transitoirement à certains domaines d'investigation pour consolider un faisceau mieux défini, parce que plus étroit, de questions. A travers une série de réajustements (la critique de l'approche empirique, l'emphase sur la rigueur expérimentale, l'apport des modèles de la biologie des populations et de la sphère économique, le cadre de la nouvelle synthèse de l'évolution), un foyer d'investigations se dégage, s'affirme, devient plus évident¹³⁰. A la multiplicité des observations mécanistes, à la grande diversité des comportements animaux, à la confusion entre états internes et actions explicites (donc quantifiables), succède un ensemble de faits plus étroitement intriqués, donnant prise à ce qui est appelé de façon simplificatrice, une discipline. C'est en raison de cette restructuration que, en écologie comportementale, les interrogations concernant les mécanismes physiologiques et développementaux du comportement ne sont formulées que pour satisfaire au besoin d'informations de l'investigation évolutionniste. Elles sont nécessaires, mais ne déterminent pas l'orientation de l'investigation. Comme l'appelait de ses vœux Tinbergen, c'est le développement de l'intérêt pour la notion d'aptitude phénotypique (*fitness*), et pour les études de la valeur de survie de certains traits¹³¹, qui engage l'éthologie sur la voie de l'écologie comportementale. Il est évident que cet intérêt ne pouvait pleinement s'exprimer avant que le néo-darwinisme devienne incontournable pour les sciences du vivant.

2.5 L'événement *Sociobiology*

Cette importante période de transition envisagée, il nous reste encore à nous pencher sur le rôle de la publication de *Sociobiology* dans la mise en place de l'écologie comportementale. Pour certains, le texte de E. O. Wilson a définitivement contribué à ce que les questions ultimes prennent le pas sur les questions proximales, terrain

¹³⁰ Lecourt, D., 2002, p. 50.

¹³¹ Il écrit : « [...] the part played by natural selection in evolution cannot be assessed without proper study of survival value. If we assume that differential mortality in population is due to natural selection discriminating against the less well-equipped (the less "fit") forms, we have to know how to judge fitness, and that can only be done through studies of survival value. » (Tinbergen, N., 1963, p. 423).

d'investigation le mieux développé de l'éthologie classique¹³². En présentant une synthèse de travaux pionniers effectués dans le cadre néo-darwinien, notamment ceux de George C. Williams, Robert Trivers, William Hamilton (1936-2000) et John Maynard Smith (1920-2004)¹³³, Wilson aurait donc contribué à ce que l'investigation, principalement intéressée aux problèmes du « comment » (le développement et les mécanismes physiologiques), s'achemine en direction de ceux du « pourquoi » (la signification adaptative et l'histoire évolutive)¹³⁴. Néanmoins, nous avons quelques réticences à attribuer ce déplacement de la perspective d'investigation à un événement extérieur –la publication d'un livre– au développement d'un rationalisme du comportement animal. Comme Tinbergen le soulignait déjà, les questions de fonction adaptative possèdent une forme de primauté logique sur les questions mécanistes¹³⁵. Autrement dit, le « à quoi sert » un comportement particulier précède le « comment est régulé ou déclenché » celui-ci. Il était donc nécessaire que l'étude du comportement animal devienne évolutionniste.

Il demeure que la grande popularité de l'ouvrage de Wilson, découlant de son exhaustivité plutôt que de l'originalité des données présentées, a joué un rôle important dans ce basculement du type d'interrogation de la biologie du comportement. *Sociobiology* a en quelque sorte confirmé et accéléré un changement déjà amorcé. Au-delà de cet apport particulier de l'ouvrage, et même plus de trente ans après sa publication originale, il s'avère délicat d'évaluer son impact réel sur la biologie évolutive, les sciences du comportement en général, les disciplines s'intéressant aux phénomènes sociaux humains et, finalement, sur la mise en place de l'écologie comportementale¹³⁶. Ce sujet, tout comme celui des réflexes

¹³² Notamment Bateson, P. P. G. et Klopfer, P. H., 1989, p. vi, et Alcock, J., 2003, p. 3.

¹³³ Laland, K. N. et Brown, G. R., 2002, p. 70.

¹³⁴ Dewsbury, D. A., 1999, p. 191.

¹³⁵ « [...] Zoophysiology derived, and again derives much of its inspiration and guidance from knowledge or hunches about survival value. Experiments on the external control of respiration often concentrate on the effect of varying oxygen and CO₂-content of the medium or in the blood; this is because one starts from the knowledge that it is oxygen the animal requires, and CO₂ it must get rid of. » (Tinbergen, N., 1963, p. 423).

¹³⁶ Dans un essai, Parker souligne que l'écologie comportementale n'est en fait qu'une appellation alternative à celle de sociobiologie, les deux termes se présentant comme étendards d'une forme de rivalité entre les approches britannique et américaine, respectivement (Parker, G. A., 2006, p. 25).

défensifs ayant accompagné la publication de l'ouvrage¹³⁷, est trop vaste pour être traité dans ces lignes. Pour notre propos, il suffit de mentionner que les acteurs d'une éthologie plus classique ont perçu la sociobiologie comme une discipline concurrente sérieuse parce que plus attrayante¹³⁸. Quoiqu'il en soit, l'avènement de *Sociobiology* confirme plusieurs des changements initiés pendant le déclin de l'éthologie (usage des modèles, intérêt pour l'évolution et les fonctions adaptatives, etc.). En ce sens, son rôle dans le développement de la biologie du comportement nous semble moins important d'un point de vue scientifique que d'un point de vue épistémologique. En fait, *Sociobiology* apparaît avoir comblé un vide, investi une niche, encore inexplorée à l'époque, mais dont plusieurs indices laissent pourtant deviner l'existence. Au moment de sa publication, l'étude du comportement animal est en mal d'un cadre conceptuel unificateur, autre que son seul objet d'investigation aux interprétations multiples, le comportement animal. Alors que Tinbergen avait évoqué l'importance d'une assimilation des considérations évolutives par l'éthologie, Wilson, pour sa part, réalise une tout autre lecture de l'organisation qui devrait diriger les recherches sur le comportement animal. Dans sa *Nouvelle Synthèse*, le caractère social du comportement occupe la position centrale, si bien que l'éthologie, et son programme de recherche tourné vers les activités comportementales individuelles ainsi que les mécanismes individuels de la socialité, se trouvent relégués à la périphérie de la sociobiologie. Dans le programme de Wilson, l'éthologie ne demeure pertinente que dans la mesure où elle participe à l'instruction mécaniste de la neurophysiologie et de la sociobiologie. Ces deux courants, rappelons-le, ne peuvent en aucun cas faire abstraction de l'ontogénèse et des mécanismes physiologiques des comportements.

¹³⁷ Barlow associe l'importante polémique entourant la publication de *Sociobiology* à seulement deux des vingt-sept chapitres que comporte l'ouvrage. Le premier chapitre est polémique parce qu'il expose des prévisions concernant l'organisation future de certaines disciplines, notamment les sciences sociales et l'éthologie. Le dernier chapitre est polémique parce qu'il aborde le thème de la base génétique du comportement humain (Barlow, G. W., 1991, p. 292).

¹³⁸ C'est ce qui ressort dans Bateson et Klopfer (1989, p. vi), où les auteurs, à propos de la prédiction de Wilson, écrivent : « His bubble-gum (or dumbbell) drawing showed ethology largely replaced by sociobiology by the end of the century. Like many famous prophecies, this one was self-fulfilling for a while, and, in an astonishing short period of time, the majority of aspiring graduate students wanted to work on a problem in sociobiology or behavioral ecology. ».

En dépit de leur opposition apparente, il n'est pas invraisemblable que les perspectives de Tinbergen et de Wilson expriment néanmoins plusieurs similarités à propos de l'orientation future de l'éthologie. Certes, le premier s'est inscrit dans un horizon de continuité alors que le second a invité à une rupture radicale. Pour autant, les deux auteurs ont mis en avant, et défendu, une investigation des comportements, individuels et sociaux, qui s'inscrit résolument dans un contexte évolutionniste. De plus, l'un et l'autre sont amenés à formuler une proposition sur l'organisation générale de l'étude du comportement animal. Tinbergen fait la promotion d'un équilibre entre les deux types généraux de causalité évoqués dans l'investigation du comportement. Pour lui, il ne s'agit pas d'instaurer une forme artificielle de parité entre les quatre grandes questions, mais, plutôt, de veiller à ce que chacune de celles-ci contribue à l'avancement de la biologie du comportement. Wilson, pour sa part, opte pour la spécialisation et range sous une autre discipline, la neurophysiologie, l'étude des questions concernant les mécanismes physiologiques et neuronaux du comportement. Bien sûr, les étiquettes des disciplines, ainsi que les frontières de leur champ d'investigation, changent entre ces deux visions de l'organisation de la science du comportement. Cependant, il n'en demeure pas moins que la conception biologique de ce qu'est le comportement, du type d'interrogations qui permet d'en faire l'étude, demeurent exactement les mêmes. De Tinbergen à Wilson, il y a à la fois une réorganisation de la démarche et la convergence d'un ensemble d'approches théoriques jusque-là disjointes. Il n'y a pas de transformation de ce qui peut être considéré comme faisant partie ou non du champ d'investigation de la biologie du comportement. Les problèmes demeurent essentiellement les mêmes. En fait, la partition entre plusieurs disciplines des thèmes touchés par l'éthologie répond à un besoin de spécialisation, à la nécessité de réorganiser l'investigation d'un objet scientifique de plus en plus complexe.

L'écologie comportementale a certainement bénéficié de l'éclat des projecteurs braqués sur *Sociobiology*. Indépendamment de la polémique suscitée, l'effort synthétique de l'ouvrage a été déterminant pour la constitution de la discipline. Dans son schéma des bulles, Wilson présente l'écologie comportementale comme étant non seulement complémentaire mais, aussi, étroitement associée à la sociobiologie, la frontière entre comportements individuels et comportements sociaux n'étant pas franche. Cette étroite

proximité explique sans doute pourquoi l'institutionnalisation de l'écologie comportementale n'a pas été le fruit d'un événement majeur tel que le fut la publication de *Sociobiology*. Pour les tenants de la superposition des domaines d'investigation des deux disciplines, l'écologie comportementale a en fait vu le jour en même temps que la sociobiologie¹³⁹. Quoi qu'il en soit, l'installation de l'écologie comportementale dans le monde académique n'est pas immédiatement contemporaine de la publication de Wilson. L'événement qui nous semble attester le plus fermement de l'apparition de cette discipline est sans conteste la publication de la première édition de *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*¹⁴⁰. Contrairement à l'ouvrage de Wilson, *Behavioural Ecology* est un volume édité auquel participent plusieurs des acteurs importants de l'écologie évolutive¹⁴¹. Aussi, Krebs et Davies ne s'encombrent pas de la distinction entre comportements individuels et sociaux, couvrant ainsi un plus large spectre de thèmes, et mettent l'emphase sur les idées, nouvelles et excitantes, qui en émergent¹⁴². Si cet ouvrage affirme la présence de l'écologie comportementale comme discipline, c'est en en livrant l'image d'un domaine de recherche diversifié et dynamique. Il n'était vraisemblablement pas nécessaire que *Behavioural Ecology* affiche la même cohérence que *Sociobiology*. Wilson avait déjà délimité les contours de ce que la sociobiologie fédère comme approches. Krebs et Davies ont montré, sous une autre appellation, la vigueur et l'importance de la nouvelle discipline. Ce n'est que plusieurs années plus tard que l'écologie comportementale acquiert un nouveau degré d'autonomie des suites du succès du premier International Behavioural Ecology Meeting, en 1986. De ce rendez-vous scientifique découlera, quelques mois plus tard, l'International Society for Behavioural Ecology (ISBE)¹⁴³.

¹³⁹ Parker, en retranscrivant les propos d'un correspondant anonyme, soumet l'hypothèse que l'écologie comportementale aurait en fait usurpé le champ d'investigation de la sociobiologie dans les années qui ont suivi la publication de Wilson. Il écrit : « [...] John Krebs spearhead[ed] a hostile takeover of E. O. Wilson's "new synthesis" almost before the paint could dry, successfully usurping and greatly improving the emerging field we now perceive. » (emphase supprimée, Parker, G. A., 2006, p. 25).

¹⁴⁰ Krebs, J. R. et Davies, N. B., 1978b.

¹⁴¹ En plus de Krebs et Davies eux-mêmes, il importe de mentionner la participation de John Maynard Smith, Geoffrey A. Parker, Richard Dawkins et Stephen T. Emlen.

¹⁴² Dans le chapitre 1, ils écrivent : « This book is not comprehensive. We have not attempted a global synthesis on the scale of Wilson's (1975) monumental tome. Rather, we have focused on those subjects that we find interesting and where new, exciting ideas are emerging. » (Krebs, J. R. et Davies, N. B., 1978a, pp. 17-18).

¹⁴³ Gross, M. R., 1994, p. 359.

2.6 Démarcation

La trame narrative empruntée à travers les sections précédentes a mis au jour un certain nombre d'éléments historiques déterminants pour la constitution de l'écologie comportementale. Ces éléments, il convient maintenant de les envisager comme les bornes temporelles qui ponctuent un processus linéaire, pouvant être exploitées pour des fins analytiques. Notre démarche relève certes d'une idéalisation quelque peu caricaturale mais, et nous l'avons mentionné en exposant la trame de notre réflexion, elle s'avère indispensable pour la mise en place du dispositif épistémologique nous permettant de saisir le comportement animal au plus près de la pratique actuelle de l'écologie comportementale. Cette ultime étape de notre examen de la filiation de l'éthologie et de l'écologie comportementale peut être scindée en deux moments interdépendants. Dans le premier, il nous faut, au moins approximativement, démarquer sur un continuum de temps les deux disciplines d'intérêt. C'est seulement après cet effort d'individuation qu'il nous sera possible, dans un deuxième temps, d'analyser ce qui s'est réellement transformé entre l'éthologie classique et l'écologie comportementale.

Pour le sujet qui nous intéresse, il apparaît assez évident de choisir, comme acte de naissance des disciplines, le moment où les premières institutions leur étant dédiées apparaissent. L'année identifiée par Durant, 1936, avec la mise en place des sociétés anglaise et germanique d'étude du comportement animal, semble bien correspondre à un tel événement pour l'éthologie¹⁴⁴. L'année est d'autant plus appropriée qu'elle précède tout juste celle de la première rencontre de Lorenz et de Tinbergen, communément désignés comme les pères de l'éthologie. Le choix d'une première institution en ce qui concerne l'écologie comportementale pose déjà quelques difficultés supplémentaires. Si nous nous en tenons aux institutions à caractère social, la fondation de l'ISBE, en 1986, semble être la date la plus indiquée. L'écologie comportementale est, à cette époque, suffisamment bien implantée dans le milieu universitaire pour que des chercheurs de tous les horizons s'organisent et se rencontrent. Néanmoins, il paraît peu raisonnable d'ignorer la date de publication du premier manuel consacré à la discipline Krebs, J. R. et Davies, N. B.

¹⁴⁴ Durant, J. R., 1986, p. 1601.

(1978b). Considérant que la préparation d'un tel type d'ouvrage nécessite à la fois un long travail préalable et, surtout, un public cible pour la maison d'édition, il semble maladroit, ou à tout le moins inexact, d'affirmer comme le fait Gross que l'apparition de l'écologie comportementale correspond à la constitution de l'ISBE¹⁴⁵. D'autant plus que les seuls Krebs et Davis publieront, avant 1986, une seconde édition de *Behavioural Ecology* (1984), en plus de la première édition d'*An Introduction to Behavioural Ecology*, en 1981. Par ailleurs, un certain nombre d'autres recueils de textes et de manuels d'enseignement, autant en écologie comportementale qu'en sociobiologie, sont publiés avant la fondation officielle de l'International Society for Behavioural Ecology¹⁴⁶. Sans pour autant constituer une preuve formelle et indiscutable, il semble néanmoins que la publication du premier volume édité par Krebs et Davis constitue la borne que nous cherchions à identifier comme marquant le début de l'écologie comportementale.

Entre ces deux années de référence, nous avons fait l'hypothèse que l'éthologie classique s'est développée, se constituant en une discipline scientifique à part entière, avant de perdre sa cohésion et de se dissoudre dans plusieurs autres disciplines. Par ailleurs, nous avons aussi fait l'hypothèse que l'étude du comportement, dans ses formes qui ont survécu à l'éthologie classique, a parcouru un important domaine de transition avant que ne se constitue l'écologie comportementale. Les éthologues ne sont que progressivement devenus écologues. Afin d'encadrer cette période de transition, il nous faut donc définir une borne finale. En d'autres termes, il nous faut cerner, le plus exactement possible, le moment où l'éthologie dite classique a cessé d'exister. A la lumière des nombreux changements que nous avons retracés dans les sections 1.3 à 1.5, il apparaît immédiatement que la sélection d'un tel événement n'est pas sans poser certaines difficultés. En ce qui concerne un phénomène aussi complexe et polymorphe qu'une pratique scientifique, qu'une tradition d'investigation, un choix de cette nature ne peut prétendre qu'à une objectivité toute relative. Le recul du temps donne certes du relief aux tendances, aux événements ou aux textes qui ont laissé l'impression la plus forte, mais ce recul ne saurait être complètement

¹⁴⁵ Gross, M. R., 1994, p. 359.

¹⁴⁶ Notamment, trois éditions de *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* par Alcock, et les deux éditions de *Sociobiology and Behavior* de Barash (Alcock, J., 1973, Alcock, J., 1979, Alcock, J., 1984, Barash, D. P., 1977, Barash, D. P., 1982).

satisfaisant. Le passé sur lequel nous portons notre regard demeure trop récent. Dans cette situation, la solution qui s'impose à nous ne peut donc être simple.

L'élément historique qui illustre le plus fermement la faillite de la théorie éthologique des instincts est sans doute la critique de Lehrman, publiée en 1953. Elle représente, en effet, la montée d'une importante insatisfaction à l'égard de plusieurs aspects de la pratique des éthologues de l'époque, autant en ce qui concerne leur méthodologie que leur théorisation. Pour autant, ces reproches, dans une large mesure fondés sur des difficultés réelles de l'éthologie, n'ont pas immédiatement infléchi la pratique de l'éthologie qui se pratiquait dans un certain nombre de centres universitaires européens. Comme l'attitude de Lorenz l'illustre, il suffisait que ces reproches soient balayés du revers de la main pour que l'éthologie classique maintienne quelques temps encore son statut, pour qu'elle ne s'étirole pas. La discipline, comme Baerends, Lorenz et leurs entourages en ont fait la démonstration, pouvait donc continuer à conserver une certaine autonomie¹⁴⁷. Mais un tel conservatisme n'a pas influencé l'attitude de Tinbergen et d'un certain nombre d'éthologues de premier plan. Est-ce à dire que ce sont les rapprochements subséquents entre éthologues et psychologues qui marqueraient la fin de l'éthologie classique ? Plusieurs indications semblent aller en ce sens, mais la question demeure difficile à trancher. Surtout que les rencontres et les manifestations conjointes des deux disciplines se sont rapidement multipliées, rendant l'identification d'un événement particulier plus difficile. Comme nous l'avons souligné à la section 1.4, un certain nombre de conséquences découlent directement de cette rencontre de l'éthologie et de la psychologie comparative. Parmi les plus importantes pour la pratique scientifique, nous avons signalé l'inflexion du rapport à l'expérimentation, l'usage plus prudent de la notion d'innéité des comportements, et l'apparition de divergences entre Lorenz et Tinbergen. Dans *On Aims and Methods of Ethology*, Tinbergen, en plus d'insister sur l'importance du développement et de la fonction pour la compréhension du comportement animal, exprime clairement ces trois éléments.

¹⁴⁷ Bien qu'ils aient par ailleurs contribué aux développements ultérieurs de l'éthologie, Baerends et son équipe de Groningen ont été parmi les derniers à abandonner le schème d'organisation hiérarchique des comportements (Kruuk, H., 2003, pp. 336 et 183). En ce qui concerne Lorenz, voir la note 91, page 30.

Quoiqu'il demeure délicat d'effectuer une généralisation à partir des écrits d'un seul auteur, fut-il le plus important ou le plus influent, il semble bien qu'une importante transformation ait eu lieu entre la publication de Lehrman et celle de Tinbergen. L'éthologie s'est ouverte et a, en quelque sorte, aspiré à changer et sa méthode et son organisation interne. La refondation du *British Journal of Animal Behaviour* en *Animal Behaviour*, en 1957, constitue sans doute l'un des témoignages les plus forts du rapprochement des psychologues américains et des éthologues européens, et donc de cette transformation interne de l'éthologie¹⁴⁸. A la fin des années 50, l'éthologie classique a pour ainsi dire cessé d'être.

Ainsi, il semble bien que le domaine de transition entre l'éthologie classique et l'écologie comportementale s'étire sur une période d'une vingtaine d'années (1957-1978). Cette période peut apparaître abusivement longue au regard du temps de publication d'un ouvrage ou d'un article, ou du temps de préparation d'une rencontre internationale. Néanmoins, la période de transition que nous désirions mettre en évidence ne visait pas à démarquer des événements pionniers, ou l'apparition d'intuitions et de paradigmes fondateurs. Plusieurs des éléments constitutifs de l'écologie comportementale sont déjà présents au moment de l'apogée de l'éthologie classique, et les convergences auxquelles ils participent pendant la période de transition ne peuvent aisément être réduites à quelques moments clefs. Plutôt, la transition que nous avons identifiée ne sert qu'à délimiter la plage de temps qui atteste de la succession de deux disciplines scientifiques institutionnalisées.

2.7 Domaine de transition

Ayant fixé les bornes permettant de délimiter les disciplines dans le temps, il nous reste encore à extraire les principaux éléments de changement pendant la période qui les sépare. Dans la mesure où ceux-ci ont déjà été traités en partie, la présente section consiste essentiellement en une réorganisation, à visée synthétique certes, de ce qui a été abordé dans les sections 1.4 et 1.5. En écartant cette fois un maximum de données

¹⁴⁸ Pour plus de détails, voir la note 94, page 31.

historiques, il est possible d'exposer, d'une part, la faillite ou le dépassement de l'éthologie classique et, d'autre part, les facteurs déterminants de la mise en place de l'écologie comportementale.

D'abord, il y a été maintes fois fait allusion, le contact de l'éthologie classique européenne et de la psychologie comparative américaine a été un événement capital. D'abord, ce qui a rendu possible cette rencontre est l'existence d'un domaine d'investigation commun. Dans l'une et l'autre discipline, et ce malgré des contextes et des prétentions fort distincts, c'est l'étude des mécanismes du comportement qui occupe la place centrale. Dans ce type d'investigation, l'action ou l'activité de l'organisme, parce qu'elle est adéquatement observée et analysée, permet d'inférer des caractéristiques spécifiques. En raison de cette superposition partielle de leurs domaines d'investigation, les critiques que s'adressent mutuellement l'éthologie classique et la psychologie comparative n'en acquièrent que plus de pertinence et d'acuité. La psychologie comparative contribue initialement à révéler une certaine naïveté dans l'approche expérimentale, et surtout le cadre théorique, de l'éthologie. L'étude du comportement par l'ensemble des protagonistes européens en acquiert progressivement une plus grande rigueur, notamment du point de vue de l'usage des statistiques. Aussi, l'approche expérimentale des éthologues s'infléchit. Une certaine part de l'artificialité des conditions expérimentales utilisées en psychologie comparative transpire sur la méthode des éthologues. Il apparaît rapidement qu'une maîtrise plus efficace des conditions dans lesquelles sont étudiées aussi bien des coordinations motrices que des activités comportementales complètes engendre des analyses plus fines et, en conséquence, génère des informations plus aptes à être comparées, ou à étayer des généralisations. Ce raffinement de la méthode expérimentale, accompagné d'une plus grande rigueur analytique, deviendra rapidement indispensable pour la conception et l'utilisation des modèles mathématiques. Les travaux sur l'approvisionnement optimal, par exemple, n'étaient pas envisageables avant que l'on puisse instruire pour le monde animal des notions générales telles que celles de maximisation de gains ou de minimisation des risques¹⁴⁹. Idem pour la notion d'aptitude phénotypique, qui ne pouvait être d'une grande utilité avant sa mise à l'épreuve, théorique et expérimentale, chez diverses espèces.

¹⁴⁹ Charnov, E. L., 1976 ; Milinski, M. et Heller, R., 1978.

Non seulement les acteurs de la psychologie comparative soulignent-ils certaines lacunes de l'approche expérimentale des éthologues mais, encore, ils exposent sans détour la fragilité de la conception lorenzienne de l'innéité des coordinations héréditaires. A cet égard, la critique de Lehrman est particulièrement sévère. Les psychologues contribueront à ce que s'impose l'idée que l'environnement, aussi bien dans ses composantes physiques que sociales, influence non seulement l'ontogenèse d'une activité comportementale mais, aussi, ses mécanismes physiologiques et son rôle d'un point de vue évolutif. Seule une participation à la construction de taxonomies semble tirer profit de l'idéalisation consistant à faire abstraction des facteurs environnementaux. De tous les aspects du comportement qu'étudient les éthologues, cette seule perspective justifie le fait de concevoir les coordinations héréditaires comme le fruit de déterminations internes et héréditaires de l'organisme. Dans les autres cas, il apparaît peu à peu que l'investigation des comportements ne nécessite pas que soient distinguées, de façon forte et a priori, les composantes innées des composantes apprises ou acquises. Nous serons amenés à revenir sur la question du déterminisme mais, à ce stade de notre projet, nous pouvons mentionner que ceci demeure vrai dans la pratique actuelle de l'écologie comportementale. Bien sûr, plusieurs thèmes de recherche liés à la génétique des populations endossent toujours une forme de cette dichotomie génotype-environnement. Par exemple, il n'est guère possible d'étudier la fonction ou l'évolution de certains signaux de communication sans considérer, même de façon implicite, un caractère inné¹⁵⁰. La *force* de détermination interne du comportement de l'organisme –le profil génétique et épigénétique associé au comportement– subsiste, mais il n'existe aucun motif autre qu'heuristique de la considérer comme première, ou plus fondamentale. La démarcation de l'inné et de l'acquis ne représente plus le même enjeu théorique.

Parallèlement à ces deux critiques émanant de la tradition américaine, celle de la rigueur expérimentale et celle de la dichotomie inné-acquis, se poursuit le démantèlement de la théorie lorenzienne des instincts. Nous avons vu comment la notion de pulsion (*drive*) a été mise à mal par l'un des acteurs même de l'éthologie, Robert Hinde. Pendant la période

¹⁵⁰ L'étude des contraintes physiques et physiologiques des signaux repose sur l'idée que les animaux possèdent une configuration innée, résultat de processus évolutifs, qui détermine la nature des signaux qu'ils peuvent émettre ou recevoir dans un milieu donné. Voir, par exemple, Théry, M. et Casas, J., 2002.

de transition, l'ébauche de substantialisation physiologique du mécanisme général de déclenchement d'une activité comportementale, la théorie lorenzienne, perd une large part de sa valeur heuristique. D'autant plus que les questions concernant le « comment » du comportement, son contrôle, ses mécanismes et son développement, apparaissent être explorées de façon plus efficace et rigoureuse par la psychologie comparative et la neurophysiologie. D'une certaine façon, l'éthologie se voit délestée d'une partie épineuse de son champ d'investigation. Sans un schème explicatif approprié, la vertu des descriptions éthologiques se fane rapidement. Pourtant, et en dépit de cette incapacité à expliquer efficacement les mécanismes proximaux du comportement, l'éthologie classique dispose, sous la forme des causes évolutives du comportement, d'un objet scientifique beaucoup plus vaste que celui qui est délimité par l'étude des seuls mécanismes. De fait, en insistant sur l'importance de consacrer plus d'efforts à l'élucidation de l'histoire évolutive et de la fonction adaptative des comportements, Tinbergen contribue directement à mettre l'éthologie classique sur la voie de l'écologie comportementale. Avec la présence de l'éthologue néerlandais, et celle d'une véritable avant-garde de l'investigation éthologique, il n'est guère étonnant que les développements initiaux de l'écologie comportementale aient pris place dans les établissements de Cambridge et d'Oxford. Ainsi, avec un lourd handicap en ce qui a trait à l'investigation neurophysiologique, avec un refus historique d'aborder la cognition et les états mentaux des organismes animaux, et finalement avec le champ des questions évolutionnistes à ouvrir, la voie de l'éthologie classique était en quelque sorte tracée. A partir du début des années 60, les éthologues investissent de plus en plus d'efforts dans la compréhension des causes ultimes du comportement, si bien que l'équilibre dans l'intérêt pour les quatre questions, souhaité par Tinbergen, ne sera jamais atteint. De l'éthologie classique, telle que Tinbergen l'envisageait, à l'écologie comportementale, il y a eu un important rétrécissement du champ d'investigation. Le fait que l'étiquette éthologie se soit en grande partie effacée, notamment dans le monde anglo-saxon (et exception faite du monde français) relève sans doute d'un concours de circonstances.

C'est dans ce rétrécissement du champ d'investigation qu'apparaît clairement la filiation de l'écologie comportementale et de l'éthologie classique. Avec l'abandon de son

cadre théorique rigide et la mise en avant des questions évolutives, l'apport jusque-là mineur de certaines disciplines se fait plus important. Les travaux d'Esther Cullen attestent, à partir des années 50, que l'investigation du comportement animal devient de moins en moins envisageable sans la prise en compte de facteurs écologiques et populationnels. La biologie des populations, en s'intéressant notamment à la structure des populations, aux relations entre celles-ci et aux relations entre une population et des éléments de son environnement, apporte plusieurs outils permettant d'appréhender le comportement selon une perspective plus large. Il en va de même pour la génétique des populations qui, notamment à travers les modèles de sélection sexuelle, confère la possibilité d'étudier, par l'intermédiaire de corrélations avec des éléments génétiques, la distribution de traits comportementaux. Pour l'essentiel, le point de vue populationnel écarte l'organisme individuel du centre de l'investigation. Bien que la distinction de la biologie des populations et de l'écologie ne soit pas possible –la première discipline a été constitutive de la seconde¹⁵¹–, il semble néanmoins que l'intérêt pour l'ensemble des liens qui associent des organismes individuels à leur milieu se soit développé parallèlement à l'approche populationnelle. C'est une chose que d'expliquer le comportement selon la perspective d'un groupe ou d'une population, cela en est une tout autre de l'expliquer en regard de données portant sur l'environnement de l'organisme. Les deux approches permettent de répondre à des questions aussi bien mécanistiques qu'évolutives.

C'est d'ailleurs à travers la perspective écologique individuelle, l'autoécologie selon l'étiquette consacrée, qu'est introduite l'approche économique dans l'investigation. L'intégration des modèles de décisions économiques élaborés dans les années 40 et 50¹⁵² contribuera au développement du cadre évolutionniste caractéristique de l'écologie comportementale. L'usage de ces modèles introduit définitivement un plus grand degré d'abstraction dans l'investigation. En conséquence, ce pas supplémentaire vers la constitution d'un rationalisme du comportement animal invite à la conception de nouvelles

¹⁵¹ Pour un examen de l'histoire de l'écologie, et du caractère fondateur de la biologie des populations, voir Kingsland, S. E., 1995.

¹⁵² A ce titre, il importe de rappeler l'ouvrage fondateur de John von Neumann (1903-1957) et d'Oskar Morgenstern (1902-1977), *Theory of Games and Economic Behavior* (1944), ainsi que les trois papiers de John Nash : « Equilibrium Point in N-person Games », « The Bargaining Problem » et « Two-person Cooperative Games » (Nash, J. F., 1950a, Nash, J. F., 1950b, et Nash, J. F., 1953).

démarches expérimentales afin d'en tester les hypothèses. A ce stade de notre analyse, il suffit d'évoquer les apports découlant de la théorie des jeux pour s'en donner une idée plus nette.

De cette convergence des apports de la biologie des populations (et dans une plus faible mesure de la génétique des populations, de l'autoécologie et de l'approche économique) et de la méthode éthologique se constitue une discipline nouvelle et pour le moins hétérogène. L'étape ultime de sa mise en place, la synthèse thématique que Wilson amorce avec panache, ne contribuera pas véritablement à réduire le caractère éclectique de la discipline. Néanmoins, en permettant de regrouper sous une même enseigne des approches plus ou moins directes du phénomène comportement animal, la synthèse confère une unité suffisamment forte pour qu'émerge la nouvelle discipline. Au début des années 1980, l'écologie comportementale se présente comme une discipline scientifique institutionnalisée.

Chapitre III

Eléments d'épistémologie

3.1 Introduction

Le fait de mettre en évidence une succession critique de changements nous a permis de circonscrire, selon un horizon temporel, les deux disciplines scientifiques qui nous intéressent, à savoir l'éthologie classique et l'écologie comportementale. C'est au cours de cette période, comme nous avons tenté d'en faire la démonstration, que se sont produites les principales transformations ayant culminé vers l'institution de la seconde discipline à partir de la première. Néanmoins, davantage qu'un examen historique de la constitution de l'écologie comportementale comme nouveau domaine de recherche, notre démarche visait surtout à circonscrire, le plus précisément possible, les limites temporelles de ces deux disciplines. C'est là, avons-nous mentionné, un moyen de délimiter les objets que nous souhaitons comparer.

Quoique ce procédé d'analyse apparaisse, de prime abord, arbitraire – nous avons supprimé beaucoup de relief aux deux disciplines ainsi identifiées, ce qui tend à ajouter du crédit à l'hypothèse des ruptures dans la marche de la science¹⁵³, il était

¹⁵³ Cette hypothèse des ruptures entre moments de la pratique scientifique demeure associée à l'œuvre classique de Thomas Kuhn (1922-1996), *La structure des révolutions scientifiques*. Néanmoins, la conception que le développement historique de la science s'accomplit selon une succession de moments a été exposée de diverses façons. Ainsi, les notions de paradigme (Kuhn, T., 1983) et de programme de recherche (Lakatos, I., 1970, pp. 99-108) ont été utilisées pour conceptualiser les moments plus ou moins discrets qui jalonnent

néanmoins nécessaire d'un point de vue épistémologique. Puisque la comparaison de deux choses porte sur certaines des propriétés individuelles ou communes que ces choses possèdent, une réification était en quelque sorte indispensable. A la différence du systématicien engagé dans une démarche phylogénétique, la difficulté à laquelle il nous fallait d'abord répondre n'était pas d'établir l'ordre d'importance des caractères à comparer, mais plutôt de proprement délimiter nos deux individus, nos disciplines, afin d'établir leurs caractères respectifs, susceptibles d'être comparés. Si la notion contemporaine de comportement animal peut être éclairée par une approche historique, et si cette approche peut s'avérer plus féconde en étant de nature comparative, alors il était impératif de trancher la question des limites de nos deux disciplines.

Bien que nous ayons fondé notre démarcation des disciplines sur un examen chronologique, d'autres éléments auraient sans doute pu être explorés dans une perspective diachronique similaire. Ainsi, nous aurions pu diriger notre analyse du passage de l'éthologie à l'écologie comportementale en fonction de dimensions plus étroitement définies, comme par exemple les représentations du comportement animal, l'apparition de structures universitaires dédiées à l'une ou l'autre des disciplines, l'influence de traditions intellectuelles particulières, etc. En réalisant ce type d'analyse, nous aurions sans doute pu faire ressortir certaines modalités fines de la transition d'un champ d'investigation à un autre. Néanmoins, il nous semble qu'aucune approche alternative n'aurait été plus adéquate pour, d'une part, procéder à la démarcation des deux disciplines tout en soulignant la continuité (sociologique, institutionnelle, théorique, gnoséologique, méthodologique, etc.) qui les associe, et pour, d'autre part, demeurer fidèle à la modification historique des étiquettes attribuées à l'étude du comportement animal. A notre sens, l'approche adoptée devait minimalement prendre en charge cette succession rapide de bouleversements, ainsi que le changement d'appellation, sans trop nous éloigner de la notion de comportement animal. Dans tous les cas, quelle que soit la perspective selon laquelle était abordée la transition, aussi rigoureuse qu'en eût été l'analyse, l'imprécision qui découle du caractère

l'histoire des sciences, et un processus, analogue à celui de la sélection naturelle en raison de son caractère directionnel, a été évoqué pour expliquer le passage d'un moment de la science à un autre (Hull, D. L., 1988).

continu de l'objet –le passage d'une discipline à une autre– allait demeurer un aspect non négligeable de notre résultat.

La démarcation de l'éthologie et de l'écologie comportementale étant acquise, il nous reste encore une étape importante à franchir avant de procéder à la comparaison des deux disciplines. Puisque cette étape découle d'un choix méthodologique, il semble crucial d'en justifier la place dans l'économie de notre réflexion. En fait, notre détour, épistémologique comme l'annonce le titre du chapitre, se justifie par la nécessité d'établir un certain nombre d'éléments ou de propriétés sur lesquels peut être fondée une comparaison interdisciplinaire. Dans le chapitre précédent, il est apparu qu'une telle démarche pourrait difficilement être dirigée par l'usage des corpus théoriques, ou même des répertoires méthodologiques, exploités par chacune des disciplines. D'une part, le système cohérent utilisé en éthologie (la théorie lorenzienne) reste sans équivalent dans l'écologie comportementale. Nous avons vu que le cadre directeur fort des éthologues a rapidement été écarté de l'investigation du comportement animal au profit d'une gamme d'approches (essentiellement écologiques, populationnelles et économiques) beaucoup plus riches et aux statuts épistémiques plus souples. Dans l'écologie comportementale, rien ne peut être opposé au monolithe théorique de l'éthologie. D'autre part, les méthodes utilisées en éthologie classique se prêtent tout aussi difficilement à une comparaison avec celles, beaucoup plus nombreuses et hétérogènes, qui sont aujourd'hui déployées pour l'étude du comportement animal. Confrontés à une telle asymétrie, autant dans l'organisation que le déroulement de l'investigation, il nous a semblé mal avisé de tenter d'y appuyer notre comparaison.

C'est une approche plus abstraite et, avouons-le, plus artificielle que nous choisissons d'adopter pour distinguer les deux disciplines. Plus exactement, nous avons fait le pari que les noyaux épistémique et épistémologique des domaines concernés pouvaient être appréhendés par une analyse de la manière générale dont les disciplines abordent leur objet d'investigation. Ce type particulier de traitement, qui n'est pas sans prêter le flanc à d'importantes critiques –nous verrons pourquoi–, nous a semblé légitimé par une observation forte concernant la pratique de l'écologie comportementale : son recours aux

modèles. C'est parce que ce recours demeure sans équivalent dans l'éthologie classique, interdisant ainsi une comparaison immédiate des présupposés et des hypothèses intégrés aux modèles, que nous avons opté pour l'examen des disciplines sous l'angle des modes d'investigation. Ainsi, il apparaîtra évident que l'écologie comportementale ne diffère pas seulement de l'éthologie classique par une conception plus large du comportement animal, non plus que par son usage d'outils techniques et conceptuels plus sophistiqués, mais aussi par la façon même dont se déroule la pratique de l'investigation scientifique.

3.2 Les modes d'investigation

La démarche qui consiste à analyser la façon dont une discipline se tourne vers un objet, et développe des procédures pour acquérir des informations à son propos, nous a semblé nécessiter un vocable original. Nous avons retenu celui de « mode d'investigation ». Afin de comprendre pourquoi une telle notion s'avère centrale pour notre réflexion épistémologique, il importe d'en présenter les caractéristiques essentielles. Un mode d'investigation est une posture générale, de nature heuristique, qui dirige l'étude des phénomènes par l'homme. C'est une posture heuristique, et non un type d'heuristique au sens opérationnel où certains l'ont développé¹⁵⁴. En ce sens, il importe de concevoir le mode d'investigation comme un artefact épistémologique dont la portée est double. D'une part, la notion permet de qualifier la façon dont les scientifiques abordent les phénomènes, leurs voies d'accès à l'objet de la connaissance en quelque sorte. D'autre part, elle permet de jeter une certaine lumière sur la manière dont cette connaissance s'organise et se présente dans la pratique d'une science particulière. Finalement, la notion de mode

¹⁵⁴ Une heuristique est un mécanisme cognitif avec lequel les organismes dotés d'un système nerveux, et particulièrement l'humain, effectuent des décisions (Hutchinson, J. M. C. et Gigerenzer, G., 2005, p. 97). Par exemple, l'heuristique de représentativité est un processus par lequel une personne estime la probabilité qu'un événement A découle d'un événement B. Cette estimation est réalisée sur la base du degré avec lequel l'événement B représente l'événement A. Pour illustrer, l'heuristique de représentativité est utilisée lorsqu'à partir des données « Paul est timide et méticuleux », nous devons évaluer laquelle de trois professions (libraire, fermier ou vendeur) Paul est le plus susceptible d'occuper. Même si les fermiers sont plus nombreux dans la population, notre estimation accorde souvent à la profession « libraire » un plus haut degré de probabilité parce que les caractères de Paul nous apparaissent représentatifs de la profession de libraire (notre exemple est inspiré de Tversky, A. et Kahneman, D., 1974, p. 1124).

d'investigation pose sans détour la question de la représentation des phénomènes naturels, question fondamentale pour toute réflexion sur le comportement animal.

A notre sens, trois modes d'investigation principaux peuvent être associés à l'activité scientifique, à l'ensemble des pratiques intentionnelles qui ont engendré et qui continuent d'engendrer de la connaissance. Il s'agit de la classification, de l'expérimentation et de la modélisation. Bien que seul le dernier de ces modes s'avère indispensable pour notre comparaison de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale, il ne semble pas que nous puissions complètement nous soustraire à un traitement des deux autres. L'analyse de la modélisation comme mode d'investigation demande d'abord et avant tout que la catégorie de mode d'investigation soit au moins partiellement légitimée. Cette légitimation ne peut que découler de la présentation d'un cadre épistémologique cohérent dans lequel la modélisation s'insère. D'autant plus que, si nous abordons les trois modes d'investigation de façon disjointe, il n'en demeure pas moins que ceux-ci sont étroitement intriqués, voire même emboîtés. Considérant la nature complexe de l'activité scientifique, il serait inutile et factice d'aborder ces modes comme des réalités idéalisées et indépendantes les unes des autres.

Ceci écrit, n'avons-nous pas nous-mêmes cédé au mirage d'une simplification idéaliste en identifiant *trois* modes d'investigation ? Seulement en partie croyons-nous. Deux motifs étroitement corrélés, l'un méthodologique et l'autre épistémologique, nous paraissent justifier ce choix. D'abord, il semble qu'un examen de l'investigation scientifique puisse être mené sur plusieurs niveaux d'analyse différents. Les approches généralistes (celles de Popper et de Feyerabend pour n'en mentionner que deux), en dépit du fait qu'elles s'inspirent le plus souvent de la physique contemporaine, tentent d'élaborer un cadre conceptuel permettant d'apprécier des caractéristiques communes au plus large éventail possible de types d'investigation scientifique. A l'inverse, les investigations plus régionales, celles qui peuvent être groupées par domaine ou par leur recours à certaines méthodes, sont le centre d'approches locales, au degré de généralité moindre mais avec, du moins est-il légitime de le penser, une plus grande adéquation avec ce que font les scientifiques. Ainsi, entre un examen qui saisirait d'un seul mouvement toutes les formes

d'investigation scientifique, et la diversité des examens s'intéressant aux nombreuses déclinaisons régionales de l'investigation, toute une gamme d'approches épistémologiques se profile. En somme, l'investigation scientifique peut être appréhendée selon des nombres et des types différents de distinctions. La question mériterait un plus long développement, mais il semble bien que la sélection d'une approche pour analyser l'investigation ne soit que partiellement déterminée par la problématique abordée. Quoi qu'il en soit, traiter de la notion de comportement animal, et surtout mener l'examen de la place de cette notion dans deux disciplines non contemporaines, impose l'adoption d'un compromis en regard de la précision et de la généralité de notre traitement de l'investigation. Ce sont les trois modes qui incarnent ce compromis. Le choix de cette solution s'appuie sur un second motif, épistémologique celui-là. En considérant l'investigation du comportement animal en regard de trois modes, nous nous sommes donné les moyens d'envisager l'activité scientifique selon trois facettes normées de l'investigation. Car l'investigation obéit bien à des règles (aussi bien des lois que des conventions), et ce sont précisément ces règles qui lui confèrent son caractère scientifique, qui la distingue d'une enquête policière par exemple¹⁵⁵. Dans la classification, les règles contribuent à l'organisation des éléments (objets matériels ou abstraits) en un tout cohérent et exhaustif pour un domaine. C'est l'application de ces règles qui fait d'une classification un outil de stockage de l'information biologique¹⁵⁶. Ensuite, dans ce que nous désignons sous l'étiquette d'expérimentation, ce sont des règles qui assurent la démarche de manipulation rationnelle des phénomènes. Sans ces règles, aussi bien celles des protocoles que celles assurant l'objectivité de la démarche (rigueur de la méthode, validité statistique, etc.), il ne saurait être question de produire des comparaisons inédites entre certains éléments du monde. De façon plus générale encore, sans des règles, nos interactions particulières avec les objets ne pourraient engendrer une connaissance

¹⁵⁵ Abraham Kaplan (1918-1993) utilise le nom commun « méthode » pour désigner ce que nous regroupons sous le vocable « règles ». Il écrit : « Methods are techniques sufficiently general to be common to all sciences, or to a significant part of them. Alternatively, they are logical or philosophical principles sufficiently specific to relate especially to science as distinguished from other human enterprises and interests. Thus, methods include such procedures as forming concepts and hypotheses, making observation and measurements, performing experiments, building models and theories, providing explanations, and making predictions. » (Kaplan, A., 2006, p. 23). Cette description recoupe l'essentiel de ce que nous entendons par « règles ». Néanmoins, une analyse rigoureuse, que nous ne pouvons entamer ici, semble nécessaire pour attester de la correspondance exacte de ce que désignent les deux expressions.

¹⁵⁶ Mayr, E., 1969, p. 78 ; cité dans Pratt, V., 1972, p. 309.

proprement scientifique parce qu'intersubjective. Finalement, ce sont encore certaines règles qui confèrent les capacités descriptive et prédictive des modélisations. Sans des ensembles définis de règles, nous ne pourrions élaborer ce type particulier de descriptions des relations entre les phénomènes. C'est à l'aide de règles, notamment celles de la logique et des mathématiques, que nous parvenons à décrire des systèmes de phénomènes, aussi bien actuels que possibles, que nos ressources cognitives seules ne peuvent appréhender. Ainsi, notre découpage de l'investigation en trois modes nous apparaît-il légitimé par le fait qu'il permet de saisir la démarche scientifique dans trois de ses activités les plus fondamentales. Classifier, expérimenter et modéliser sont les actions qui engendrent de la connaissance par l'intermédiaire de rapports distincts avec les phénomènes. En poussant jusqu'au bout cette compréhension de l'investigation, il semble que la science ne consiste pas en autre chose que le fait d'ordonner, de manipuler des phénomènes et des représentations de ces phénomènes.

Avant que nous n'abordions successivement la classification, l'expérimentation et la modélisation dans les sections qui suivent, trois remarques préliminaires peuvent encore contribuer à préciser le statut et les propriétés des modes d'investigation. La première remarque concerne le rapport qu'entretiennent les modes avec un cadre théorique ou, selon l'expression que nous utiliserons dans ce qui suit, avec la connaissance d'arrière-plan¹⁵⁷. Dans la mesure où aucune enquête, aucune investigation scientifique, n'obéit à un empirisme stricte, qui se renouvellerait à chaque occasion sans jamais bénéficier de l'expérience acquise lors de démarches analogues, il semble évident que l'existence même des trois modes d'investigation repose sur un arrière-plan théorique. Nous ne classons, n'expérimentons et ne modélisons jamais sans appui. L'accomplissement de ces trois activités requiert des méthodes, des principes, des concepts et une compréhension minimale des phénomènes d'intérêt, éléments qui relèvent nécessairement d'un ensemble de connaissances. L'étude du comportement animal, dans laquelle les trois modes d'investigation sont impliqués, illustre de façon simple ce point : il n'est pas possible de concevoir les actions animales sans que n'intervienne une forme ou l'autre de construction

¹⁵⁷ Shapere, qui s'intéresse à l'observation de phénomènes complexes, désigne les connaissances nécessaires, l'arrière-plan théorique, sous l'expression de « background information » (Shapere, D., 1982, p. 513).

intellectuelle, même si celle-ci demeure de nature strictement réflexive et anthropocentrique.

Dans un examen indépendant des trois modes d'investigation, il paraît attrayant de considérer une certaine disparité dans le recours à la connaissance d'arrière-plan. Par exemple, la modélisation, avec son usage parfois sophistiqué d'équations mathématiques, semble attester d'un rôle plus soutenu de la connaissance formelle. De là à considérer ce mode d'investigation comme plus achevé, voire même supérieur aux deux autres modes, il n'y a qu'un pas qu'il faut se garder de franchir. Ainsi qu'il apparaîtra dans les développements qui suivent, les trois modes d'investigation accomplissent tous une fonction déterminée et circonscrite, et toute forme de hiérarchisation risque davantage de brouiller leur rôle fondamental dans l'activité scientifique que de jeter quelque lumière supplémentaire. Certes, la modélisation contemporaine implique des recours importants à plusieurs domaines de connaissances (mathématiques, biologie, physique, etc.). Mais, par rapport à la classification et à l'expérimentation, il s'agit là d'une différence de degré dans la spécialisation de la connaissance, et non pas d'une différence de nature. Les démarches de classification, d'expérimentation ou de modélisation requièrent toutes de puiser dans quelque chose, et ce quelque chose est le vaste corpus de connaissances entendu sous l'appellation de connaissances d'arrière-plan.

Il ne semble pas même envisageable de considérer l'hypothèse de la hiérarchisation des modes d'investigation selon une série temporelle, dans laquelle la classification, l'expérimentation et la modélisation « apparaîtraient » successivement, au fur et à mesure que la science mûrit. Tout au mieux, ce genre d'analyse semble-t-elle appropriée pour quelques domaines scientifiques bien circonscrits, et, encore, au prix de simplifications excessives. Ainsi, par exemple, pourrait-il être envisageable d'apporter une compréhension sommaire –ou de rédiger une histoire vulgarisée– de la médecine antique à l'aide de ces trois modes d'investigation¹⁵⁸. Mais force est de constater que le passage d'un

¹⁵⁸ Par exemple, *De l'ancienne médecine*, retraçant de façon sommaire les origines de la médecine grecque, associe la découverte de la médecine à celle de l'art des régimes alimentaires. 1° Ce sont les observations/comparaisons répétées qui permettent de classer les régimes en regard de leurs liens avec la santé des individus. Ainsi, « [c]'est parce que le régime bestial, loin d'être utile aux premiers hommes, causait

mode d'investigation à l'autre, pour la compréhension des phénomènes naturels, n'obéit que de façon exceptionnelle à ce genre de progression chronologique. La taxinomie nous offre un exemple simple et parlant. Dans l'approche de Cuvier et de ses successeurs, la classification des organismes se développe autour de celle des formes archétypes. Ce mode opératoire repose bien sûr sur une somme de connaissances d'arrière-plan et, plus exactement, sur une modélisation particulière de l'organisme. En effet, selon cette approche, certains caractères sont considérés plus déterminants que d'autres, parce que plus fondamentaux, dans l'organisation biologique de l'espèce à classer¹⁵⁹. Une fois identifiée la hiérarchie structurale à laquelle elles appartiennent, ces formes archétypes permettent de grouper les organismes en classes distinctes, et d'ordonner leur classification. Plus tard, avec le transformisme, il apparaît nécessaire d'intégrer une composante temporelle dans l'élaboration de la classification des espèces. Cette fois, le principe architectonique qui sous-tend la classification n'est plus seulement la hiérarchie des caractères déterminants de l'organisation biologique mais, aussi, la filiation des espèces, leur origine par évolution divergente depuis un ancêtre commun. Ainsi, de la systématique de Cuvier à la systématique phylogénétique, ce n'est pas seulement un principe permettant de distinguer des espèces qui se trouve modifié, mais plutôt la conception des rapports qui lient les espèces les unes avec les autres. Dans la taxinomie de type morphologique, ce sont les formes et les plans archétypes de l'organisme –une détermination immanente et essentielle donc– qui permettent d'établir les rapports de similarité ou de différence entre les diverses espèces. En revanche, dans une taxinomie de type phylogénétique, et bien que l'outil morphologique demeure fondamental, ces rapports entre les espèces sont compris selon un processus de transformation évolutive, et ne reposent donc plus exclusivement sur des éléments internes d'identité. Le temps et le principe de la sélection naturelle déterminent les relations entre les espèces. Ainsi, une forme de classification se voit pour une large part

souffrances, maladies et morts que le régime des gens en santé fut recherché et découvert ». Ensuite, et dans le même sens, « c'est parce que le régime des gens en santé ne convenait pas aux malades que les hommes furent contraints de chercher et de trouver les divers régimes appropriés aux divers malades. » (Hippocrate, 1990, p. 41). Ensuite, 2° l'usage de *pharmaka*, de composés affectant le corps humain de façon bénéfique et/ou malencontreuse, sans être véritablement expérimental, implique l'association de traitements et de pathologies basée sur l'expérience du praticien (Touwaide, A., 1995, p. 227). 3° Finalement, la médecine antique se transmettra à travers certaines modélisations du corps humain, qu'il s'agisse de celle véhiculée par la médecine humorale ou par la médecine empirique (Gourevitch, D., 1995, p. 95).

¹⁵⁹ Pratt, V., 1972, p. 312.

remplacée par une autre à la suite du développement des thèses de Darwin et de la nouvelle représentation des relations entre les espèces qu'elles suggèrent. L'hypothèse d'une succession chronologique des modes d'investigation semble bien dénuée de tout fondement. Bien que la complexification des connaissances et l'augmentation de notre pouvoir prédictif puissent suggérer une série temporelle, voire même une hiérarchie, l'interdépendance des modes proscrit, ou du moins limite, les tentatives de stratification.

La troisième et dernière remarque concernant l'usage de la notion de mode d'investigation est d'ordre lexical. Il importe de souligner que les termes que nous avons choisis pour désigner les trois modes peuvent aussi bien référer à des actes qu'aux productions qui découlent de ces actes. En effet, il semble que les termes classification, expérimentation et modélisation ne permettent pas de distinguer l'élaboration ou l'usage d'un objet, de l'objet lui-même en tant qu'il sert de support à l'investigation. Par exemple, classification désigne aussi bien 1° la répartition d'éléments en classes nouvelles, 2° l'attribution d'un élément nouveau à une classe déjà existante, que 3° le résultat de l'opération 1°, ou ce sur quoi s'appuie 2°¹⁶⁰. Bien que la distinction s'avère moins pertinente dans ce contexte, il apparaît que nous pouvons également parler de l'expérimentation en tant qu'action d'expérimenter et en tant que protocole expérimental (ou en tant qu'expérience type pouvant être reconduite à volonté). De la même façon que pour la classification, la modélisation renvoie autant aux actes de construire et d'utiliser un modèle qu'à ce qui est construit ou utilisé. Ainsi, la classification, l'expérimentation et la modélisation se prêtent-elles toutes à un double emploi au sein de chacun des modes d'investigation. Afin de soustraire notre discussion à ces ambiguïtés, il est judicieux d'exposer synthétiquement le vocabulaire dont nous comptons faire usage. Dans le tableau ci-dessous, il ressort que les intitulés de mode d'investigation que nous avons choisis correspondent en fait à l'usage d'un objet.

¹⁶⁰ Hollinger, R., 1976, p. 321.

Objet	Usage ou production de l'objet	Verbe dénotant l'usage ou la production
Classification	Classification	Classer
Expérience	Expérimentation	Expérimenter
Modèle	Modélisation	Modéliser

Tableau 1 : Petit lexique déclinant le vocabulaire utilisé pour traiter des modes d'investigation dans la suite de ce travail.

3.3 La classification

Afin de comprendre pourquoi la classification doit être considérée comme un mode d'investigation à part entière, il importe de nous intéresser à la façon dont elle se rapporte à la connaissance des phénomènes naturels. Pour cheminer vers la compréhension de se rapport de l'acte de classer –aussi bien que la classification qui en découle– avec le monde, nous devons au préalable nous intéresser sommairement à trois opérations indispensables à l'investigation scientifique. Ces trois opérations sont l'observation, la comparaison et l'induction.

Sans l'observation, aucune forme d'accès aux faits ne peut être envisagée. Evidemment, il ne s'agit pas ici de considérer l'observation sous une dimension perceptuelle ou sensorielle, largement inadéquate pour rendre compte de l'acquisition d'informations dans la pratique scientifique contemporaine. Comme le mentionne Shapere, D. (1982, p. 508) :

« [Alors,] avec la reconnaissance que de l'information non accessible aux sens peut être reçue, la science tend autant que possible à exclure la perception des sens dans l'acquisition de preuves par l'observation ; ce qui signifie qu'elle se base de plus en plus sur d'autres récepteurs,

fiables et appropriés. Elle a brisé, ou du moins sérieusement atténué, le lien entre les aspects perceptuel et épistémique de l'observation, et a mis l'emphase sur le second. »

Certes, quelle que soit l'instrumentation qui rend possible la collecte de données, les sens demeurent l'ultime et incontournable intermédiaire pour l'appréciation des faits. Mais l'opération d'observation ne saurait être réduite à cette étape de perception individuelle. Elle doit aussi pouvoir servir à décrire, par exemple, la collecte de données concernant la fréquence d'un allèle dans une population. Dans ce type de cas, l'observation est effectuée à partir de techniques de biologie moléculaire, et la vision n'intervient dans l'opération que pour accéder aux données générées par les instruments. Sans dispositif technique, il n'y aurait tout simplement pas d'observation de fréquences d'allèles. Pour notre propos, il n'est pas nécessaire de distinguer des degrés de sophistication dans les types d'observation possibles, non plus que de nous interroger sur leur charge théorique (*theory-ladenness*)¹⁶¹. Il faut donc résister à l'envie d'établir une distinction entre observations directes et indirectes sur la seule base de l'usage d'instruments. Cette indélicatesse nous priverait de l'usage de ces catégories dans nos analyses de la science contemporaine¹⁶². De la classification linnéenne des végétaux, fondée sur la morphologie des organes sexuels, à une classification des plasmides bactériens basée sur l'analyse de séquences d'ADN, le même rôle incombe à l'observation : la collecte de données.

Une fois cette collecte entamée, une seconde opération s'avère nécessaire pour qu'il soit possible d'induire les caractères ou les propriétés d'une classe à partir d'une collection d'instances particulières. Il s'agit de la comparaison de ces observations particulières. De façon simplifiée, la comparaison consiste à mettre en parallèle, pour ainsi dire, les produits d'une ou plusieurs observations afin que puissent être appréciées certaines similarités ou différences entre elles. La comparaison implique évidemment que soient au

¹⁶¹ Gilman, D., 1992, envisage cette question comme étant une question empirique. Sur la base d'une approche modulaire de la cognition, il conclut que l'observation d'un phénomène est toujours chargée d'un contenu.

¹⁶² Observations directes et indirectes peuvent être départagées non pas sur la base de l'usage d'un dispositif technique, mais selon deux critères relativement précis. Ainsi, x est directement observé (observable) si : 1° de l'information est reçue (peut être reçue) par un récepteur approprié ; et 2° cette information est (peut être) transmise directement, c'est-à-dire sans interférence, au récepteur depuis l'entité x (qui est la source de l'information) (Shapere, D., 1982, p. 492).

préalable établis les caractères sur lesquels la similarité peut être évaluée¹⁶³. Dans la mesure où une comparaison est toujours effectuée en fonction d'une certaine fin, le choix des caractères à comparer relève autant de critères objectifs que subjectifs. Les caractères retenus peuvent certes être évalués en regard de leur capacité à répondre à la fin visée, mais le choix initial de cette fin obéit à certaines règles qui admettent une part de subjectivité. Quoi qu'il en soit, alors que la comparaison d'éléments peut admettre une évaluation de la similarité en termes d'un degré, d'une échelle continue allant du très similaire au très différent, il semble que le projet de classification impose une exigence supplémentaire à l'opération de comparaison. En effet, il importe qu'il y ait disjonction entre les divers éléments d'une classification particulière¹⁶⁴. Cette disjonction implique l'usage de caractères discrets ou, à tout le moins, considérés comme discrets pour les fins de la classification. Ainsi, pour une classification, il importe que la comparaison de deux éléments n'engendre pas une évaluation de leur similarité en termes de « plus [ou moins] que ». Ce type d'appréciation rend difficile, voire impossible, la disjonction des éléments. Par exemple, le fait d'établir que tel individu est plus âgé que tel autre ne permet pas d'établir de classes d'âge ; et cette forme d'évaluation de la similarité engendre potentiellement autant de groupes que d'individus observés.

L'un des moyens de pallier à cette difficulté est l'opération d'induction. En rendant possible la généralisation à partir d'une ou de plusieurs observations, le dépassement du caractère particulier de chacun des cas individuels, l'induction permet de postuler l'existence d'un groupe, d'une classe, dont tous les membres possèdent hypothétiquement un ensemble commun de caractères. Certes, cette possibilité de rassembler en classes des éléments individuels similaires ne résout pas le problème que posent les caractères observés comme séries continues. Ainsi, pour établir un nombre gérable de classes d'âge –la qualité « gérable » prend son sens en regard d'une fin de la

¹⁶³ Pratt, V., 1972, p. 307.

¹⁶⁴ Le type de disjonctions requis par une classification dépend évidemment de la classification qui est envisagée. Une classification de type hiérarchique, comme celles de rigueur dans les taxinomies morphologiques ou dans les phylogénèses, impose qu'aucune classe ne se superpose à une autre (à moins que l'une soit incluse sous l'autre). Il est néanmoins possible d'imaginer une classification sous forme de grille (à deux ou plusieurs dimensions), dans laquelle les classes du taxon inférieur appartiennent non pas à une, mais à deux classes du taxon supérieur. Dans ce cas de figure, la disjonction des classes nécessite une autre définition.

classification—, il importe d’effectuer un découpage de la continuité observée. Ce découpage, à condition qu’il soit réalisé sur la base de l’objectif poursuivi par l’acte de classification, qu’il ne soit pas arbitraire donc, est effectué à partir d’inductions. Non seulement ces inductions participent-elles à la constitution des classes par l’évaluation successive de la similarité de caractères déterminés (et ce même si ces caractères ne sont pas au départ de type discret), mais, encore, elles assurent le type de disjonctions nécessaires entre les classes formées¹⁶⁵. Les mêmes opérations de comparaison et d’induction interviennent lorsqu’il s’agit de placer un nouvel élément dans une classe déjà existante, ou encore d’aménager une nouvelle classe dans une classification donnée.

Après avoir sommairement décrit en quoi consiste l’acte de classer, il nous reste encore à nous intéresser à ce que nous avons désigné comme étant l’objet sur lequel s’appuie ce mode d’investigation. Plusieurs des remarques qui suivent concernent aussi les deux autres modes d’investigation puisque, ce dont il est ici question d’un point de vue épistémologique, est la distinction catégorielle entre l’objet autour duquel s’élabore un type d’activité scientifique, et la démarche d’actualisation de cet objet, fondamentale à l’activité même. Bien que la nuance n’ait pas encore à nous préoccuper à cette étape, il s’avère néanmoins utile de mentionner que cette démarche d’actualisation désigne aussi bien la production que l’usage d’un objet tel qu’une classification, une expérience ou un modèle. Avant de traiter de la différence entre production *de novo* et usage, il convient d’abord de nous pencher sur l’objectalité qui fonde nécessairement ces deux démarches d’actualisation.

La première question qu’il convient de nous poser est la suivante : qu’est-ce que cela signifie de considérer une classification comme un objet ? D’abord, un objet, dans une perspective littérale, est une chose, une entité matérielle. Dans le sens où nous l’entendons,

¹⁶⁵ Cela ne signifie pas que les classes doivent demeurer disjointes à travers des classifications différentes. Une classe peut être dite naturelle, et néanmoins n’être disjointe de certaines autres classes que dans un système de classification particulier. Cette caractéristique acquiert toute son importance en regard de la notion d’espèce. Par exemple, selon une taxinomie phylogénétique, l’ordre des *Siphonaptera* (les puces) est nettement distingué de celui des *Ixodidae* (les tiques). Néanmoins, selon une taxinomie basée sur les relations écologiques, ces deux ordres peuvent être disposés dans le même taxon, celui des ectoparasites hématophages (exemple inspiré de Khalidi, M. A., 1993, p. 105).

un tel objet se distingue des entités qui n'ont pas d'inscription *immédiate* dans la matière, tel que les idées platoniciennes, les objets mathématiques de la physique contemporaine, et même les classes d'organismes d'une phylogénèse. Cela ne signifie évidemment pas que les entités mathématiques et les classes biologiques sont nécessairement dépourvues de réalité, et qu'elles ne peuvent référer à des aspects matériels du monde. Pour notre propos, nous n'avons pas besoin de nous pencher sur cette problématique métaphysique pointue. La matérialité à laquelle nous faisons ici référence –pour qualifier un objet tel que la classification de Linné par exemple– prend son origine dans l'empirisme. Plus haut, nous avons écarté une telle attitude en présentant l'opération d'observation : observer n'est pas qu'une affaire de sensations avions-nous précisé. Nous évoquons maintenant l'empirisme dans le simple but de mettre en évidence l'immédiateté matérielle du type d'objets qu'impliquent les modes d'investigation. Ces objets sont là, et leurs supports peuvent être touchés du doigt. Ainsi, et de façon simplifiée, une classification n'est pas autre chose que les inscriptions qui la composent sur le papier, sur le tableau, dans la mémoire d'un appareil électronique ou même sur le sable. Il importe de ne pas se méprendre sur l'importance de ce que nous entendons par inscription. Une classification particulière n'acquiert pas le statut d'objet à travers toutes les inscriptions matérielles qu'elle possède éventuellement. Cela impliquerait déjà une interprétation concernant l'équivalence de toutes ces inscriptions. Par exemple, qu'une classification inscrite en mandarin est effectivement équivalente à une autre rédigée en latin. L'interprétation demeure extérieure à l'objet, justement parce que cet objet est matériel. Nous expliciterons davantage notre pensée dans ce qui suit. L'objectalité d'une classification est donc renouvelée à chaque instance de son inscription. Cela implique qu'il y a autant d'objets indépendants que d'inscriptions et, corrélativement, que la disparition de la dernière inscription entraîne de facto la disparition de la classification.

Cette compréhension de l'objet d'un mode d'investigation se trouve étayée par les conséquences mêmes qu'elle génère. D'abord, les classifications particulières sont traçables. Par exemple, et même s'il n'est pas ici question des inscriptions strictement particulières, il est possible de retracer le développement de la classification linnéenne à travers les éditions successives du *Systema Naturae* (1735). Peut-être même existe-t-il des

archives de l'œuvre de Linné où il serait possible de suivre de plus près, et sur des inscriptions cette fois vraiment particulières parce qu'uniques, l'évolution du travail du naturaliste. En tant qu'ils sont matériels, ces objets possèdent aussi une historicité. Certes, avec les moyens techniques dont nous disposons au 21^e siècle, nous attachons une valeur assez faible aux inscriptions particulières. Les supports matériels importent peu, et leur histoire encore moins. Mais cela n'enlève rien au fait que l'inscription d'une classification possède, pour ainsi dire, un acte de naissance et de disparition. Parfois même une descendance, comme l'illustre le travail récursif qu'implique la construction de phylogénèses. De ce caractère historique découle une nouvelle conséquence, plus directement en rapport avec notre propos : l'inscription d'une classification est un acte. Qu'il s'agisse de la première ébauche sur un papier-brouillon, ou de l'écriture des lignes de code pour une plateforme en ligne de partage de données, l'inscription est un acte intentionnel. Quelles que soient les motivations impliquées, l'inscription de l'objet demande l'effort d'une volonté. Nous laissons momentanément cette conséquence de côté pour nous tourner vers une autre qui lui est étroitement associée.

En tant qu'une classification particulière est un objet, elle ne peut être immédiatement assimilée à une représentation. Ce que l'objet représente ou peut représenter ne lui est d'aucune façon inhérent, mais découle d'une interprétation. Même si la classification met en forme de la connaissance, celle-ci n'exhale pas de la page d'un livre (ou de l'écran d'un moniteur) pour contribuer à l'activité scientifique. Le savant doit non seulement comprendre l'objet qu'il a à sa disposition mais, encore, il doit aussi établir si celui-ci convient à l'utilisation qu'il entend en faire. C'est seulement quand ces deux étapes préliminaires sont réalisées, qu'il y a eu interprétation, que la classification engendre une représentation, et que l'acte de classer devient possible. Pour bien marquer la séparation épistémologique entre l'objet et la/les représentations qui en découlent éventuellement, insistons un peu plus sur les deux étapes que nous venons d'évoquer. Une illustration nous aidera à montrer leur importance et leur indépendance. Une historienne des sciences dispose d'un facsimilé de *Species Plantarum* (1753), la classification des végétaux de Linné. Elle sait que c'est une classification car, d'une part, elle connaît l'œuvre de Linné et son impact dans l'histoire naturelle et, d'autre part, elle a déjà rencontré ce type de

classification/clef d'identification dans d'autres domaines (en chimie, en minéralogie, en astronomie, dans la gestion des risques, etc.). Même si elle n'est pas latiniste, et qu'elle n'est donc pas en mesure de lire le document, notre historienne sait qu'elle a devant elle une classification. Pour ses travaux, elle doit donc se résoudre à utiliser une traduction. Ainsi, pour pouvoir se constituer une représentation de la classification de Linné à partir des pages qu'elle a sous les yeux, l'historienne doit interpréter l'inscription comme étant une classification, et être capable de déchiffrer les mots qui y figurent. En d'autres mots, elle doit rapporter l'inscription à sa connaissance et à sa propre expérience pour interpréter de façon adéquate l'objet posé sur sa table de travail¹⁶⁶. Dans le cas où cette procédure d'interprétation demeure incomplète, elle peut certes se former une représentation de ce qu'elle a sous les yeux, mais cette représentation ne sera alors pas une représentation adéquate du travail de Linné. Elle pourra en faire usage, mais n'ayant interprété que partiellement l'objet, elle encourt le risque de voir son travail qualifié de non scientifique.

Ensuite, et de façon concomitante à la compréhension des pages de Linné qu'elle utilise, l'historienne adjoint aussi une perspective à sa représentation, encore une fois directement influencée par ses connaissances. En effet, en interprétant la classification, elle est en mesure d'intégrer les impératifs théoriques et techniques qui ont présidé à l'élaboration de l'objet. Elle sait, par exemple, que la vocation du travail de Linné n'était pas de dresser une généalogie des espèces de plantes, mais plutôt de servir d'outil pour l'identification systématique de la diversité végétale. Cette deuxième facette de l'interprétation peut apparaître triviale, mais elle n'en révèle pas moins que l'objet à partir duquel est effectuée une représentation, surtout si celle-ci est scientifique, oriente les interprétations qui en sont possibles. Il ne s'agit pas ici d'une rétrocession à l'objet d'une part de la représentation qu'il peut engendrer. Sans notre historienne, sans un usage intentionnel de l'objet, le *Species Plantarum* de Linné ne demeure qu'un bouquin sur une table.

¹⁶⁶ van Fraassen, B. C., 2008 (pp. 75-86), développe la notion d'indexation (*indexicality*) pour décrire la dépendance stricte de la représentation scientifique à un rapport du sujet à l'objet qu'il utilise. L'un des exemples que van Fraassen utilise est éclairant. Afin qu'une personne puisse utiliser un plan, elle doit rapporter sa propre position à celui-ci, comprendre quelle est la relation qui lie l'endroit où elle se situe et les inscriptions qu'elle a sous les yeux.

Si le lecteur admet avec nous que l'inscription matérielle d'une classification n'est pas la représentation d'une classification, un problème de taille se présente à nous. En effet, comment alors concevoir la production d'une classification ? Amender une classification déjà existante, ou lui intégrer un nouvel élément, peut minimalement s'entendre comme étant l'exercice d'un processus cognitif complémentaire à celui de la représentation. La représentation découle d'une certaine préhension de l'objet (son indexation aussi bien que la compréhension de son cadre et des contraintes que celui-ci impose), et l'acte de classer des éléments (nouveaux ou anciens) nécessite au moins une opération cognitive de plus. Selon cette description schématique, l'élaboration d'une nouvelle classification fait nécessairement l'impasse sur l'interprétation d'un objet déjà là, déjà constitué. Pourtant, puisqu'un objet d'une telle complexité ne se constitue pas sans acte de volonté, sa production repose bien sur une représentation. Nous ne nous intéressons pas ici à la démarche créatrice qui implique de concevoir un objet qui n'est pas encore là. Néanmoins, il importe de souligner que cette conception implique une étape qui semble être la réciproque de l'interprétation associée à l'objet, à la classification. Alors que, pour utiliser l'inscription matérielle d'une classification, une interprétation s'avère nécessaire, c'est, à l'inverse, une opération de matérialisation (impliquant l'indexation et l'insertion dans un cadre théorique) qui intervient pour inscrire une représentation dans la matière. Après tout, produire une nouvelle classification, un nouvel objet, demande qu'au moins un individu inscrive la représentation (une perspective particulière, des contraintes, de l'information, etc.) dans la matière.

Notre présentation de ce premier mode d'investigation en voie d'être achevée, un dernier point doit encore être abordé. Il concerne l'intérêt épistémologique de la distinction que nous effectuons entre objet et usage de l'objet au sein des modes d'investigation. Il est vrai que cette distinction n'apparaît pas du plus grand intérêt en ce qui concerne la classification. De l'inscription d'une classification particulière, les représentations qui peuvent être générées sont d'un nombre et d'une variété limités. Néanmoins, lorsque nous traiterons de la modélisation dans une section ultérieure, ce clivage épistémologique gagnera nettement en valeur. En effet, il apparaîtra alors que, en regard de ce dernier mode d'investigation, de la diversité des objets et de la multiplicité des

représentations que ceux-ci permettent d'engendrer, la distinction devient un outil d'analyse important. D'une façon générale, elle permettra de comparer l'éthologie classique et l'écologie comportementale sous ces deux angles complémentaires que sont l'objet et l'usage de l'objet¹⁶⁷.

3.4 L'expérimentation

Pour la description de ce deuxième mode d'investigation, nous nous détournons de la compilation et de la comparaison des éléments, à la base de la classification, pour nous intéresser à l'activité de manipulation, plus ostensiblement productive de nouvelles connaissances. C'est bien dans ce caractère productif que réside la fascination que suscite l'expérimentation, sans contredit l'aspect de la pratique scientifique qui est le plus valorisé auprès du grand public. Mais ce point concerne davantage la perception de la science que sa pratique effective. Nous ne nous attarderons donc pas sur cet aspect.

L'expérimentation se conçoit le plus simplement comme étant la manipulation de phénomènes observables de façon directe ou indirecte. En tant qu'elle est raisonnée, ou dirigée par certaines règles, la modification d'un phénomène ne peut être une action fortuite. Elle demeure un acte intentionnel parce qu'elle s'inscrit dans le cadre d'une démarche d'investigation. Sans la démarche et ses objectifs de recherche, il ne peut y avoir de véritable expérimentation. L'intention se manifeste autant dans le choix de l'hypothèse à tester que dans les moyens déployés pour y parvenir. Une illustration permet d'éclairer ce point. La mouette rieuse (*Larus ridibundus*) est une espèce d'oiseau qui construit son nid à

¹⁶⁷ Cette démarche qui consiste à opérer une disjonction dans un objet complexe afin d'en permettre une analyse plus fine n'est en rien originale. Par exemple, Machamer, P., Darden, L. et Craver, C. F., 2000, utilisent cette procédure avec le concept de mécanisme. Ils interprètent le mécanisme comme étant constitué d'une activité entre deux ou plusieurs entités. L'activité est ce qui produit le changement dans un mécanisme, alors que les entités sont les choses qui sont impliquées dans une activité. La disjonction entre les deux aspects du mécanisme est complète puisque ces auteurs récusent à la fois la possibilité que l'activité puisse être décrite selon les termes des propriétés des entités, et la possibilité que les entités soient décrites en regard de l'activité à laquelle elles prennent part. La disjonction que nous opérons entre un objet et sa production/son usage (notamment à travers les représentations) est du même ordre. Produire un objet (classification, expérience et modèle) implique une représentation préalable, et utiliser un tel objet requiert également l'intervention d'une représentation. Chacun des membres du couple objet-représentation est nécessaire mais non suffisant pour engendrer l'autre membre.

l'intérieur de zones côtières. L'une des activités qui la caractérise, et qui a suscité l'intérêt de certains éthologues classiques, est l'enlèvement des fragments de coquille vide de son nid par l'adulte¹⁶⁸. C'est une partie de la démarche que de postuler une fonction adaptative à ce comportement. Cela en est une toute autre de manipuler la présence et l'absence des fragments de coquille (pour tester la détection par des prédateurs), ou les caractéristiques des objets enlevés par l'oiseau (pour tester les stimuli initiant une réaction d'enlèvement). L'expérimentation est conduite selon les lignes que les éthologues jugent les plus appropriées pour mettre à l'épreuve leur hypothèse de départ. En altérant des aspects précis du système « mouette rieuse, fragments de coquille et prédateurs », par exemple en ajoutant des coquilles vides à certains nids pour confirmer une augmentation de la prédation des œufs de la couvée, les éthologues fabriquent les observations susceptibles de confirmer ou d'infirmer leur hypothèse de départ. C'est parce qu'elle consiste en la manipulation et le contrôle rigoureux de certains aspects du phénomène –de paramètres en fait–, le caractère plus ou moins ostensible du nid pour les prédateurs par exemple, que l'expérimentation est source d'informations.

De l'exemple qui précède, il semble clair que l'expérimentation ne peut être envisagée comme pleinement autonome en regard de l'ensemble de la démarche d'investigation. Son lien avec la connaissance d'arrière-plan s'exprime non seulement à travers l'usage de règles (par exemple le fait de tester les paramètres un à un pour démêler les liens causaux qu'ils entretiennent avec le phénomène), mais aussi dans le choix raisonné des aspects devant être manipulés pour permettre la vérification de l'hypothèse et, ultimement, dans la comparaison des résultats produits par le ou les différents cycles de manipulation. L'altération d'un élément spécifique du phénomène à l'étude ne fait aucun sens si elle n'est pas mise en relation, comparée, avec un autre état du phénomène. Cette constatation invite à deux brèves remarques supplémentaires. D'abord, il apparaît que les opérations d'observation, de comparaison et d'induction demeurent toutes aussi fondamentales dans ce mode d'investigation qu'elles l'étaient dans la classification. Il y a là

¹⁶⁸ Cet exemple sera repris en détail dans l'étude du cas numéro 2, à la section 4.3.

un terrain d'investigation que nous ne pouvons que souligner au passage¹⁶⁹. Ensuite, à la lumière de la conception de l'investigation que nous utilisons, et comme l'étude de la mouette rieuse l'illustre, il semble douteux de maintenir la dichotomie entre les catégories de « théorie » et d'« expérimentation » dans un discours portant sur la science. Si la première catégorie semble pouvoir être considérée indépendamment de la seconde selon une perspective idéaliste –l'expérimentation « enrichit », pour ainsi dire, un corpus théorique de nouveaux faits ou de nouvelles régularités–, cette indépendance apparaît autrement plus difficile à défendre en considérant le rôle que jouent les connaissances d'arrière-plan dans la production ou l'usage des expériences. En ce sens, il semble bien que le mot célèbre de Hacking ne présente une valeur heuristique que dans la mesure où une conception forte de la catégorie de théorie est défendue¹⁷⁰. Ce n'est évidemment pas la position que nous adoptons dans cette analyse de la notion de comportement animal.

Après avoir souligné l'importance de l'intentionnalité dans l'acte d'expérimenter, il nous reste encore à apprécier ce mode d'investigation selon l'ontologie que nous avons présentée à la section 3.2. En tant qu'il s'agit d'un mode d'investigation à part entière, l'expérimentation doit aussi être considérée comme étant l'usage d'un objet. Puisque cette compréhension n'est pas canonique, mais qu'elle n'en contribue pas moins à étayer l'approche épistémologique de la modélisation qui suivra, il convient de l'explicitier. Le premier point qu'il nous faut développer concerne l'objectivité de l'expérience. A la différence d'une classification, une expérience s'inscrit dans la matière de deux façons complémentaires. D'abord, et comme le mode d'investigation précédent, une expérience se présente sous la forme d'une inscription. Aucune des formes contemporaines d'expérimentation ne fait l'économie d'une description détaillée de la marche à suivre. La complexité et la spécialisation de l'investigation scientifique sont telles qu'il s'avère

¹⁶⁹ L'importance de l'observation et de la comparaison pour l'investigation dans les sciences biologiques est brièvement traités dans Mayr, E., 1988, pp. 17-18. Hacking, I., 1983 (pp. 167-185) s'intéresse au rôle de l'observation dans l'expérimentation, et défend la nature pré-théorique de cette opération.

¹⁷⁰ « Experimentation has a life of its own. » (Hacking, I., 1983, p. 150). Castelão-Lawless, T., 1995, critique le renversement de la conception traditionnelle de la démarche scientifique (l'entreprise théorique précède l'observation et l'expérimentation) que suggère Hacking. Considérant que la position du philosophe est originale, mais tout aussi problématique que celle qu'elle vise à remplacer, Castelão-Lawless utilise la notion bachelardienne de « phénoménotechnique » pour défendre l'idée d'une parité entre les rôles de l'action et des considérations théoriques dans la pratique scientifique (pp. 52-54).

nécessaire de consigner précisément les instructions permettant de manipuler les phénomènes étudiés. Cette inscription du protocole permet non seulement à l'individu de reconduire une expérimentation dans des conditions très proches, notamment pour qu'un résultat initial puisse être validé statistiquement, mais, surtout, pour que d'autres investigateurs puissent à leur tour effectuer la même démarche. C'est l'inscription du protocole, l'une des deux facettes complémentaires de l'expérience, qui permet que soit reproduite une expérimentation, qu'elle soit répétable. Dans les textes dédiés aux sciences biologiques, et plus particulièrement dans les journaux, cette inscription est placée sous une section « matériels et méthodes » ou une rubrique similaire.

Deuxièmement, la matérialité de l'expérience s'exprime encore dans son déroulement, dans les entités matérielles qui entrent en interaction pendant l'expérimentation. Une expérience est aussi le dispositif expérimental particulier qui confère un support physique à l'expérimentation. Pour nos besoins, il n'est pas nécessaire de distinguer les divers éléments de ce dispositif, tels que les techniques d'intervention (la manipulation) et les techniques de détection¹⁷¹. Puisque certains auteurs utilisent le concept de *modèle-type de laboratoire* dans le sens où nous entendons l'expérience, notre analyse peut cheminer dans leurs traces¹⁷². Nous préférons néanmoins utiliser le terme d'expérience pour éviter toute confusion ultérieure avec l'usage du mot modèle. Brièvement, une expérience est un dispositif expérimental spécifié, permettant de procéder à une investigation particulière¹⁷³. Il va de soi que ce dispositif peut s'avérer d'une grande complication lorsqu'il est instancié dans la pratique contemporaine. Dans une discipline biologique, il implique notamment des locaux, des appareils, des réactifs, du personnel technique et, évidemment, le ou les organismes impliqués dans l'expérimentation. Ce dispositif peut être assemblé, effectivement réalisé, mais sans pour autant être utilisé. Il est avant tout une expérimentation potentielle (alors que le seul protocole serait une expérimentation possible).

¹⁷¹ Voir, par exemple Craver, C. F., 2002, p. S91.

¹⁷² Le concept provient de van Fraassen, B. C., 1980, p. 44, et surtout Griesemer, J. R. et Wade, M. J., 1988, pp. 72-74.

¹⁷³ Griesemer, J. R. et Wade, M. J., 1988, p. 72.

Reprenons l'exemple de la mouette rieuse pour illustrer comment s'exprime la matérialité de l'expérience. Dans son inscription (le protocole), l'expérience se présente minimalement sous la forme d'une liste de paramètres à tester. En regard des stimuli déclenchant l'enlèvement des fragments de coquille par l'adulte, il s'agit d'établir la taille, la forme, la couleur et la distance par rapport au nid des objets transportés. Pour ce qui est de la détection des prédateurs, le protocole s'intéresse à la prédation d'œufs de poule de couleur naturelle, d'œufs de poule artificiellement camouflés, d'œufs de mouette naturels (camouflés), d'œufs de mouette peints en blanc, d'œufs de mouette artificiellement camouflés, d'œufs de mouette présentés avec des fragments de coquille, et ce à diverses distances du nid¹⁷⁴. Dans sa réalisation (le dispositif expérimental), l'expérience implique la présence de mouettes rieuses et de leur nid, de prédateurs naturels (la corneille noire et le goéland argenté, *Corvus corone* et *Larus argentus*, respectivement), d'œufs de poule, de tout un attirail objets permettant de tester l'initiation du comportement, etc. Aussi élémentaire puisse-t-il paraître, cet exemple n'en affiche pas moins la complémentarité et l'intrication des deux versants matériels de l'expérience.

Après avoir décrit en quoi consiste l'objet, il nous reste encore à traiter de sa place dans l'expérimentation. L'usage de l'expérience, à la façon de l'acte de classer, demande quelque chose de plus que le fait de disposer d'un objet, entendu à la fois comme protocole et comme dispositif. Une fois de plus, une étape d'interprétation s'avère essentielle. D'ailleurs, le seul fait d'assembler ou de réaliser un dispositif expérimental semble exiger une interprétation du seul protocole. Dans la même veine, la forme définitive d'un protocole impose elle aussi un certain nombre d'interprétations successives. Nous reviendrons sur les conditions de production de l'expérience. Pour l'instant, il importe de nous concentrer sur l'usage de l'expérience déjà constituée, prête à l'emploi pour ainsi dire. Car la possibilité de conduire une expérimentation ne repose pas uniquement sur ce qui est manipulable, sur les objets techniques du laboratoire (ou disponibles sur le terrain) ou les organismes biologiques, mais, aussi, sur des connaissances accumulées en regard du dispositif expérimental utilisé, du système biologique pour lequel il est approprié, etc. Pour faire court, l'usage d'une expérience requiert un large spectre d'informations d'arrière-plan.

¹⁷⁴ Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., *et al.*, 1962.

L'argument consistant à souligner que ces connaissances demeurent inscrites, consignées quelque part sur un support matériel, n'est pas approprié pour évacuer l'acte d'interprétation, ou en minimiser le rôle fondamental. Personne n'envisage l'investigateur comme un automate perfectionné qui, ayant sous la main tous les ouvrages pertinents, les comptes-rendus d'expérimentations similaires, les instructions pour manier les divers éléments du dispositif, parviendrait à accomplir une expérimentation particulière sans faire appel à certaines instructions, acquises ou programmées. En plus d'implémenter ces informations dans l'automate, il faudrait encore ajouter des instructions précises quant à l'ordre d'exécution des phases de l'expérience, et inclure un système de reconnaissance des dysfonctions éventuelles du dispositif. Bref, il semble indispensable qu'un sujet, humain ou automate, s'indexe par rapport à l'objet qu'est l'expérience¹⁷⁵. De fait, une expérience peut participer à une démarche scientifique uniquement si elle est interprétée de façon appropriée. Dans le cas contraire, il ne s'agit que d'une collection d'éléments inutile pour l'investigation.

Ce qui nous amène à aborder la question de la représentation. A la lumière de ce qui a été écrit jusqu'ici, il est maintenant évident que le terme de la démarche d'interprétation d'une expérience est la constitution de sa représentation adéquate. Cette représentation, le fait de comprendre le protocole, le dispositif et leurs limites aussi bien que leur finalité communes, s'avère une condition nécessaire de l'expérimentation. De la même façon que pour l'usage d'une classification, le savant doit non seulement comprendre l'objet (le dispositif) qu'il a à sa disposition mais, encore, il doit aussi établir que celui-ci convient à l'utilisation qu'il entend en faire. C'est seulement quand ces deux étapes

¹⁷⁵ La place centrale qu'occupe l'interprétation dans une expérience n'est donc pas une conséquence de la difficulté à construire un tel automate-investigateur. Cela serait préjuger de limites dans le développement de la technique. D'ailleurs, plusieurs automates accomplissent déjà pour nous une partie de l'interprétation d'un dispositif expérimental. Ainsi, par rapport aux étapes de préparation des solutions d'enzyme, et d'incubation de l'échantillon dans des bains à température contrôlée, la démarche d'amplification de séquence d'ADN, à l'aide d'un thermocycleur et de kits d'amplification standardisés, substitue efficacement un automate à une étape de l'expérimentation (et à cette part de l'interprétation lui étant concomitante). Néanmoins, parce que cet automate s'intègre dans un dispositif expérimental plus sophistiqué, il implique de facto une interprétation. Si le thermocycleur tombe en panne, c'est encore une interprétation qui permet de détecter le problème, et éventuellement d'avoir recours à la méthode classique.

Chazal, G., 1995 analyse la distinction de l'humain et de « l'analogue à l'humain », et ce que cette distinction nous révèle au sujet de la raison.

préliminaires sont accomplies, quand il y a eu interprétation, que l'expérience engendre une représentation et que l'expérimentation peut avoir lieu. Une fois de plus, l'investigateur participe d'une relation d'indexation avec l'expérience, et doit aussi en assimiler les contraintes techniques et méthodologiques. Ces deux caractéristiques de l'usage d'une expérience interviennent également lors de sa production. L'élaboration d'une nouvelle expérience –dans la science contemporaine le caractère novateur d'une expérience semble plus contraint que celui d'une classification, l'hypothèse ne peut être ici développée– demande la représentation préalable de l'expérimentation à mener. Cette représentation, à moins d'anticiper une expérimentation radicalement nouvelle, a toutes les chances de se constituer à l'aide de protocoles et de dispositifs déjà existants. Ainsi, il devient possible d'investiguer des phénomènes à l'aide d'expériences élaborées pour la manipulation de phénomènes (représentés comme) similaires. En ce sens, l'interprétation des expériences, et surtout les représentations engendrées par ce type d'objet, établissent le fort caractère cumulatif de l'activité scientifique¹⁷⁶.

Plus haut, nous avons éraflé l'affirmation de Hacking selon laquelle certaines expérimentations pourraient être conduites sans puiser dans un arrière-plan de connaissances¹⁷⁷. Cette thèse ne demeure, somme toute, qu'une conséquence périphérique de la conception de l'expérimentation qu'il expose dans *Representing and Intervening* (1983). Celle-ci, en plus d'être originale, nous donne la possibilité de souligner encore le caractère fondamental de la disjonction entre l'objet (la classification, l'expérience et le modèle) et l'usage de cet objet. Brièvement, Hacking supplée à la traditionnelle dichotomie de l'expérience et de la théorie une conception tripartite de l'approche scientifique. Pour tirer quelque enseignement de cette conception, il n'est bien sûr pas nécessaire d'endosser

¹⁷⁶ Nous ne nous intéressons pas ici à ce caractère cumulatif de la science. Bourdieu, P., 1991 (p. 18, note 6), explique cet aspect par le fait que l'effort de dépassement du travail des prédécesseurs préserve, sous une forme restructurée, ce qui a été dépassé.

¹⁷⁷ Plus précisément, Hacking soutient que, à certaines étapes du développement de la science, l'expérimentation précède toute forme de théorisation des phénomènes ; ou qu'il n'est pas nécessaire qu'une manipulation expérimentale teste une hypothèse, ou une conjecture, pour qu'il s'agisse d'une véritable expérimentation. Ainsi, il est possible d'effectuer une expérience par simple curiosité, « pour voir » (Hacking, I., 1983, pp. 153-155). Ailleurs, l'auteur désigne cette démarche par l'expression d' « expérience empirique » (Hacking, I., 1988, p. 427).

l'indépendance des démarches expérimentale et théorique qu'il défend¹⁷⁸. Le troisième terme qu'introduit l'auteur, entre la *conjecture* et l'*expérimentation*, est désigné comme le *calcul*. Pour Hacking, la conjecture désigne « [...] la représentation intellectuelle de quelque chose d'intérêt, le fait de jouer avec les idées, de les restructurer, afin de donner une compréhension au moins qualitative de quelque caractéristique générale du monde. »¹⁷⁹ Introduite sans être trop développée, l'expression regroupe aussi bien les constructions rationnelles strictement fictives que scientifiques. Sous cette catégorie peuvent être rassemblés aussi bien les spéculations théologiques, les hypothèses possédant une valeur heuristique avérée ou encore ce qui est désigné sous le terme générique de théorie. Selon cette acception, la théorie de l'évolution par sélection naturelle de Darwin doit être considérée comme une conjecture, au même titre que la théorie de la transmission des caractères acquis du lamarckisme¹⁸⁰. C'est sur le plan empirique qu'il a été possible de démarquer les deux conjectures, d'éprouver l'éventuel caractère scientifique de leurs fondements.

La conception de l'expérimentation que Hacking met en avant présente un intérêt particulier en regard de notre propre approche. De façon générale, l'expérimentation regroupe ces opérations que font subir les scientifiques aux phénomènes qu'ils observent. Plus spécifiquement, la possibilité d'expérimenter repose sur l'usage d'un dispositif (*apparatus*) dont il n'est pas nécessaire de maîtriser toutes les règles et les contraintes internes. Par exemple, un microscope peut être utilisé même si nous ignorons les lois de

¹⁷⁸ Vicedo, M., 2000, soutient au contraire l'interdépendance de l'expérience et de la théorie dans le cadre de l'histoire de la biologie.

¹⁷⁹ « By speculation I shall mean the intellectual representation of something of interest, a playing with and restructuring of ideas to give at least a qualitative understanding of some general feature of the world. » (Hacking, I., 1983, pp. 212-213).

¹⁸⁰ Le terme de conjecture, qui englobe un large éventail de notions plus fines (hypothèse, théorie, principe, etc.), s'avère utile dans des démarches épistémologiques de portée très générale. En revanche, il perd l'essentiel de son intérêt dans le contexte d'une investigation plus fine. Par exemple, s'intéressant aux travaux de Darwin et à leur réception par la communauté scientifique, Gayon, J., 1992, contraste efficacement le darwinisme, ou la *théorie* de l'évolution par sélection naturelle (la perspective générale sur l'origine et la transformation des formes vivantes), et l'*hypothèse* de la sélection naturelle (le principe qu'il s'agissait de confirmer scientifiquement). Dans le premier cas, il s'agit d'une conjecture épistémologique qui organise la façon dont nous appréhendons le monde et l'évolution des formes. Dans le second, la conjecture est plutôt de type épistémique, et elle concerne les propriétés déterminantes de ces processus qui produisent effectivement le changement des formes.

l'optique. Il existe ainsi une forme de théorie du dispositif, et une théorie du phénomène qui, si elle est un tant soit peu élaborée, repose sur les résultats convergents d'expérimentations de nature différente. C'est parce que certaines expérimentations peuvent être réalisées sans s'insérer dans le cadre d'une théorie du phénomène que Hacking les considère comme autonomes et indépendantes. Soit. Dans tous les cas d'expérimentation, c'est l'interaction du dispositif avec le phénomène qui génère des résultats, qui nous renseigne. L'auteur désigne cette intervention dirigée par le terme de manipulation. A notre sens, derrière cette description de la démarche expérimentale se cache l'hypothèse implicite que l'interaction avec un phénomène repose sur l'usage adéquat d'un dispositif approprié pour l'expérimentation. Cette remarque est moins triviale qu'il n'y paraît. Pour obtenir une donnée ou un résultat à propos d'un phénomène, il faut déjà avoir établi que le dispositif en question peut effectivement interagir avec le phénomène. De la même façon, l'interaction entre le phénomène et le dispositif repose sur l'usage approprié de ce dernier. Autrement dit, une interprétation de l'objet « expérience » (incluant aussi bien une connaissance minimale des règles et contraintes présentes dans le dispositif matériel qu'un processus d'indexation par rapport à ce dernier) est nécessaire avant même d'expérimenter. L'interaction d'un dispositif expérimental et d'un phénomène implique la distinction préalable de l'objet et de l'usage de cet objet. Pour qu'il y ait expérimentation, le scientifique doit pouvoir distinguer entre les effets de sa manipulation et des effets incontrôlés propres au dispositif qu'il utilise.

Enfin, il convient de nous intéresser à la troisième catégorie que suggère Hacking, *le calcul*. Celle-ci joue le rôle d'une articulation entre les deux catégories précédentes, et établit un lien sémantique entre la conjecture et l'expérimentation. Cet intermédiaire est nécessaire parce que la conjecture, sous quelque forme qu'elle se présente, n'est pas suffisante pour établir cette relation. Dans les mots de l'auteur, « [n]ous articulons une théorie pour qu'elle s'ajuste mieux avec le monde, qu'elle s'ouvre à la vérification expérimentale. [Mais] la plupart des conjectures initiales s'ajustent difficilement avec le monde. »¹⁸¹ La raison de cette faillite est double. D'une part, il est rarement possible de

¹⁸¹ « We articulate theory to make it mesh better with the world, open to experimental verification. Most initial speculations hardly mesh with the world at all. » (Hacking, I., 1983, pp. 213-214).

déduire directement d'une conjecture des conséquences qui sont, même en principe, testables. D'autre part, même si une proposition est en principe testable, elle ne l'est souvent pas, simplement parce que personne ne sait comment la tester avec les connaissances du moment¹⁸². Le calcul de Hacking est donc une forme de traduction d'une conjecture. D'après ces passages, il semble que notre description de ce qu'est une représentation (le produit d'une interprétation) se rapproche de la catégorie intermédiaire de cet auteur. La représentation, avons-nous mentionné, est à la fois ce qui rend possible l'utilisation et la production d'un objet scientifique (classification, expérience et modèle). Dans le premier cas, la représentation permet l'usage d'un mode d'investigation et découle de l'interprétation d'un objet à l'aide de la connaissance d'arrière-plan. Dans le second, la représentation est élaborée à l'aide de la seule connaissance d'arrière-plan, et rend possible la « matérialisation » d'un objet.

Malgré l'apparente similitude des deux approches, une précision de Hacking établit une distinction importante entre celles-ci. En effet, il écrit à propos du calcul que c'est une « [...] altération mathématique d'une conjecture donnée [...] »¹⁸³, et que celui-ci confère un accès privilégié au monde. Il semble donc que Hacking assimile plutôt sa catégorie intermédiaire à un type particulier de modélisation, l'usage de modèles mathématiques. Sa solution à la jonction du corpus théorique et du travail empirique de la science contemporaine n'est pas sans présenter un certain intérêt. D'ailleurs, d'autres lui emboîtent le pas. Par exemple, Stewart, J. (2002, pp. 58-59) écrit : « [...] l'un des buts principaux de toute activité scientifique est d'établir une relation entre théorie et observation empirique qui permet de soumettre la théorie à l'épreuve d'une réfutation possible. La modélisation, en particulier, n'a d'autre raison d'être que cette mise en relation de la théorie et des observations empiriques. » Cette approche colle particulièrement bien aux sciences physiques dans lesquelles, d'une part, il est explicitement question de théories et, d'autre part, ces théories ont effectivement besoin d'être traduites sous forme de modélisation mathématique afin de donner prise à l'expérimentation.

¹⁸² Ibid., p. 214.

¹⁸³ Ibid., p. 214.

Néanmoins, ce schéma « théorie/conjecture – modélisation mathématique – expérimentation » n'apparaît pas complètement approprié pour aborder sereinement les sciences biologiques. D'abord, la notion de théorie n'est pas sans poser un certain nombre de difficultés dans le contexte biologique¹⁸⁴. Par exemple, la théorie synthétique de l'évolution « [...] se profile davantage comme une structure complexe de théories articulées en un vaste programme de recherche que comme une théorie clairement unifiée sur la base d'un nombre déterminé d'axiomes et de lois. »¹⁸⁵ En interprétant cet état de fait selon la conception sémantique, la théorie de l'évolution peut alors être comprise comme l'ensemble des sous-théories complémentaires qui entrent dans sa constitution. A terme, ce sont ces sous-théories qui peuvent être traduites en modélisations mathématiques, et qui permettent le travail empirique d'expérimentation. Pour ce cas précis, le schéma de Hacking ne peut demeurer valide qu'à condition 1° d'adopter une conception faible de la notion de conjecture, et que celle-ci permette l'intégration de structures de types et de niveaux différents dans la connaissance d'arrière-plan. Par exemple, des structures telles que le principe de sélection naturelle, la relation de Hardy-Weinberg en génétique des populations, le théorème de la valeur marginale, etc. seraient coordonnés à l'intérieur de la théorie synthétique de l'évolution ; et 2° d'accepter la limite de validité de la métaphore de la traduction, qui suggère qu'une modélisation mathématique particulière est la traduction d'une conjecture particulière. Or, certaines modélisations reposent justement sur la complémentarité et la proximité épistémique de sous-théories complémentaires (la relation de Hardy-Weinberg peut être « améliorée » pour tenir compte de la valeur sélective des allèles, pour décrire un système à plus d'un locus, etc.). Pour les sciences biologiques, la correspondance entre conjectures et modélisation demande une telle souplesse définitionnelle qu'il convient de nous interroger sur son utilité.

¹⁸⁴ Une abondante littérature a été consacrée à ce sujet en philosophie des sciences. Dans un ouvrage récent, François Duchesneau dresse un tableau exhaustif des principales solutions envisagées pour caractériser la notion de théorie dans les sciences biologiques. Après avoir abordé les alternatives syntaxiques (les approches de Michael Ruse, Mary Williams et Alexander Rosenberg) et sémantiques (celles déployées par John Beatty, Paul Thomson et Elizabeth Lloyd) pour établir le statut des connaissances théoriques en biologie, il s'intéresse tout particulièrement à la théorie de l'évolution (Duchesneau, F., 1997, pp. 241-300).

¹⁸⁵ Ibid., p. 278.

A notre sens, le fait d'établir le calcul comme l'instanciation formelle de propositions théoriques limite considérablement la valeur heuristique (aussi bien que simplement descriptive) de l'approche hackingienne. En premier lieu, certaines modélisations mathématiques ne semblent pas être subordonnées à une conjecture particulière, sauf à vider cette notion de son sens. Prenons l'exemple du théorème de la valeur marginale tel que le développe Charnov, E. L. (1976) pour décrire l'approvisionnement optimal dans un environnement structuré en parcelles. Brièvement, le modèle suppose 1° que les ressources sont disponibles seulement à l'intérieur de parcelles disjointes, 2° que les ressources d'une parcelle (comptabilisées en terme d'énergie) s'épuisent au fur et à mesure qu'elles sont exploitées, et 3° qu'à un certain moment, il est plus profitable pour le prédateur de dépenser de l'énergie pour se déplacer vers une parcelle plus riche. La valeur marginale décrit ce point précis où les gains dans une parcelle ont suffisamment diminué pour qu'il soit plus profitable pour le prédateur de l'abandonner, et de chercher une nouvelle parcelle d'une valeur présumée moyenne¹⁸⁶. Selon le schéma de Hacking, s'agit-il là d'une conjecture ou d'un calcul ? A notre sens, les deux options ne sont pas entièrement satisfaisantes. D'une part, le théorème de la valeur marginale possède certainement une expression plus générale, convenant davantage à l'étiquette de conjecture¹⁸⁷. D'autre part, la modélisation de Charnov peut être considérée comme un calcul –c'est-à-dire l'instanciation mathématique d'une conjecture qui suggère des voies pour sa mise à l'épreuve expérimentale– dans une mesure limitée. Il se prête à la vérification empirique, et il est possible d'élaborer des expérimentations (au sens de Hacking) qui feraient de celui-ci la description d'un phénomène naturel. Néanmoins, la postérité du travail de Charnov n'est pas aussi simple à résumer ou, plus précisément, la relation du calcul à l'expérimentation ne peut pas être simplifiée de la sorte. En fait, ce modèle s'est surtout illustré pour toutes les possibilités de modélisation qu'il a ouvertes¹⁸⁸.

¹⁸⁶ Giraldeau, L.-A., 2008, p. 244.

¹⁸⁷ En économie, la loi de décroissance de l'utilité marginale (aussi loi de Gaussien) est une propriété de la fonction d'utilité d'un bien. Brièvement, cette loi décrit la situation où plus un individu utilise un bien, plus le plaisir qu'il en retire diminue. Selon ce schème, il vient donc un moment où la jouissance du bien n'apporte plus qu'une satisfaction « marginale ». C'est alors le moment de laisser ce bien pour en acquérir un autre pour lequel le plaisir est renouvelé, ou intact (Dagut, J.-L., 2005, pp. 96 et 122).

¹⁸⁸ Le papier est considéré comme étant l'un des plus influents pour le développement de l'écologie comportementale. Un relevé du nombre de citations dans la littérature le positionne 7^e, en 2005, dans la liste des 70 articles jugés les plus importants par les écologues du comportement (Parker, G. A., 2006, p. 34).

Le modèle a été complexifié pour offrir des descriptions plus fines, modifié pour décrire des scénarios différents¹⁸⁹ ou, encore, transposé à d'autres contextes où la notion de valeur marginale demeure pertinente (reproduction, soins aux petits)¹⁹⁰. Mais est-ce que le terme de calcul désigne les modèles abstraits, décrivant des phénomènes généraux, ou bien concerne-t-il ces descriptions plus locales, qui tâchent d'intégrer des données expérimentales afin de produire des descriptions plus fines de phénomènes naturels ? Ne sommes-nous pas encore confrontés à la nécessité d'admettre des couches de calculs, de modélisations, qui permettent de saisir aussi bien les démarches plus généralistes (et dans certains contextes, plus naïves, ou moins sophistiquées) que celles qui visent à saisir la réalité au plus près, à la décrire à l'aide de résultats expérimentaux ? Et au-delà de cette éventuelle compréhension étagée, n'apparaît-il pas essentiel d'aménager une forme de réticulation, d'intégrations opportunes mais scientifiquement pertinentes, des modèles ? Encore, est-il légitime, et seulement possible, de distinguer rigoureusement les catégories de conjecture, calcul et expérimentation, alors même que l'investigation d'un phénomène procède la plupart du temps en puisant dans chacune d'elles, selon une série particulière et peut-être même contingente¹⁹¹ ?

En second lieu, l'usage de modèles non mathématiques, de calculs non instanciés dans un langage formel, soulève une interrogation supplémentaire à propos du schème hackingsien « conjecture – calcul – expérimentation ». Par exemple, la maquette d'une nouvelle forme d'aile d'avion, installée dans une soufflerie pour en tester le comportement, peut donner lieu à plusieurs expérimentations différentes. Qu'il s'agisse d'analyser directement son aérodynamisme, ou de mesurer l'effet de modifications apportées à un design original, la maquette joue un rôle fondamental dans la démarche

¹⁸⁹ Par exemple, la situation où un animal rapporte des proies à un endroit central (son nid ou sa tanière) pour les consommer, les stocker ou nourrir ses petits (Orians, G. H. et Pearson, N. E., 1979).

¹⁹⁰ Indépendamment des travaux de Charnov, le théorème de la valeur marginale a aussi été développé dans Parker, G. A. et Stuart, R. A., 1976. La publication, de 7 mois postérieure à celle de Charnov, utilise le théorème pour apprécier le compromis entre l'attente sur place et la recherche de partenaires, qui permet de maximiser le gain en aptitude phénotypique (*fitness*) dans la reproduction du mâle de la mouche scatophage (*Scatophaga stercoraria* L.). Dans le chapitre suivant, nous traitons de travaux connexes réalisés par Parker.

¹⁹¹ Dans un texte plus récent, Hacking, I., 2000, défend l'idée pertinente que les résultats qui font le succès de la science ne sont pas inévitables. Une discipline aurait pu parvenir au même succès, au même état d'avancement, avec des résultats (et donc des démarches d'investigation) différents.

d'investigation. Dans la mesure où la maquette peut céder le pas à une simulation informatique, nous pourrions envisager que les tests en soufflerie ne représentent qu'une étape préliminaire à l'investigation hackingienne « standard », et que l'usage d'une maquette constitue l'une de ces expérimentations « pour voir ». Mais cette solution pose alors tout un nouveau lot de difficultés, notamment au sujet 1° du statut de la simulation (un calcul ou une expérimentation ?)¹⁹², 2° du rôle et de l'indépendance d'un modèle d'échelle (la maquette) dans l'expérimentation, ou encore 3° des relations qu'entretiennent la simulation et la maquette d'un phénomène avec une ou des conjectures, etc.

Cet ensemble de difficultés, ou à tout le moins d'ambiguïtés, qui accompagne les catégories d'expérimentation et de calcul dans l'analyse de Hacking nous invite à poursuivre notre examen des modes d'investigation. Nous avons déjà montré que l'expérimentation n'est pas la seule façon de générer de la connaissance. La classification, en organisant en classes disjointes (distinctes en regard de certains principes) des éléments indépendants, est aussi susceptible de produire des résultats. Dans la section qui suit, nous verrons pourquoi la modélisation peut être à la fois plus et moins que la traduction mathématique de conjectures, et comment elle permet d'acquérir des connaissances sur le monde.

3.5 La modélisation

Selon le même plan que nos descriptions de la classification et de l'expérimentation, il importe d'affirmer la distinction épistémologique entre le modèle et son usage, la modélisation. Cette distinction s'avère d'autant plus pertinente que le terme de modèle est lui-même sujet à un double emploi. En effet, entre « le modèle dont se sert le sculpteur » et le « modèle réduit du collectionneur », deux différences épistémologiques fondamentales sont à l'œuvre. La première est celle de l'objet et des représentations qu'il est possible de s'en faire. Le sculpteur, pour réaliser son modèle réduit de Messerschmitt

¹⁹² Cette question est abordée dans Barberousse, A., Franceschelli, S. et Imbert, C., 2008. Dans ce texte, les auteurs s'intéressent à comprendre selon quelles conditions une simulation peut, éventuellement, se substituer à une expérimentation.

Me 410, s'inspire d'un appareil grandeur nature ou, plus probablement, de photographies de celui-ci. Dans les deux cas de figure, il élabore son objet à partir d'une interprétation de ce qu'il a sous les yeux. Quelle que soit la position qu'il adopte par rapport à l'appareil, il ne peut l'observer dans sa totalité d'un seul regard. Il doit donc transposer dans son travail les différentes perspectives qu'il a adoptées, les interpréter comme des parties complémentaires d'une totalité. En utilisant des photos, il doit effectuer le même effort d'interprétation, mais cette fois à l'aide des perspectives qu'il a à sa disposition. Pour le collectionneur, l'objet n'est pas que la miniature en ferraille d'un vieil avion. C'est plutôt la copie fidèle, à l'échelle 1/72^e, d'un appareil allemand en activité pendant la Seconde Guerre. Cette interprétation n'émane pas du modèle réduit lorsque nous l'observons attentivement. Le collectionneur l'interprète d'une certaine façon parce qu'il dispose des connaissances nécessaires à cette interprétation. Sculpteur et collectionneur ont tous les deux à leur disposition un objet qu'ils doivent interpréter pour établir la représentation qui importe dans leur activité respective, la sculpture et la collection de modèles réduits. Ce qui nous amène à la seconde différence entre les deux conceptions des modèles : leur place dans une activité (dans une démarche). L'avion dans son hangar est un modèle qui sert à une production, en l'occurrence à la production d'un objet destiné à être exposé ou vendu. L'avion miniature dans son écrin intervient dans un usage différent, celui propre au collectionneur. Ainsi, le seul terme de modèle nous permet de retrouver les mêmes distinctions que nous avons exposées dans les deux modes d'investigation traités plus haut.

L'intuition commune qui identifie le modèle à la représentation de phénomènes doit être résistée afin de cheminer dans la compréhension de la modélisation comme mode d'investigation. Certainement que le processus d'élaboration d'un modèle original (l'avion miniature) est intimement lié à une représentation effective de certains aspects du monde. Le modèle peut difficilement être une construction *ex nihilo et*, de fait, il est habituellement considéré comme une simplification¹⁹³ ou une déformation¹⁹⁴ rationnelle d'un phénomène.

¹⁹³ Une conception similaire est soutenue dans Parrochia, D., 1990, p. 231.

¹⁹⁴ Frigg, pour désigner ces opérations, emploie le terme d'idéalisation. Il en distingue deux types. Une idéalisation de type aristotélicien consiste à retirer au phénomène, par l'imagination, certaines de ses propriétés afin de faciliter l'accès aux propriétés qui présentent un intérêt pour nous. En revanche, une idéalisation de type galiléen implique que certains aspects du phénomène soient distordus pour en simplifier l'approche. Par exemple, les travaux portant sur l'optimisation d'un comportement pourraient être considérés

Par exemple, le modèle graphique de la réplication de l'ADN, aussi élaboré puisse-t-il être, néglige un nombre considérable d'éléments influençant le mécanisme. Par ailleurs, et c'est ce qu'illustre l'activité du collectionneur, une fois la production du modèle achevée, aucune représentation ne peut plus lui être instantanée. Ainsi, ou le modèle succède à une représentation (la sculpture), ou il en fonde une nouvelle (l'item collectionné). Une autre façon de concevoir le modèle en tant qu'entité indépendante de ses représentations possibles est d'imaginer les objets qui sont utilisés dans l'enseignement ou l'investigation : sans connaissances préalables, sans interprétation, les modèles sont inintelligibles. Sans connaissance, ou sans les explications appropriées, l'élève peut se constituer une représentation, mais celle-ci a toutes les chances de ne pas être adéquate pour réussir ses examens. En fait, le système de phénomènes, dont nous souhaiterions que le modèle, nu, soit la représentation, ne peut être pleinement appréhendé à l'aide de ce dernier seul. Sans support, sans interprétation et sans intention, un modèle ne peut représenter quoi que ce soit¹⁹⁵. La seule façon d'assimiler un modèle à la représentation d'un système consiste à confondre l'objet (l'entité historique, matérielle et élaborée intentionnellement) avec son utilisation. Cette distinction s'avèrera utile pour la comparaison synchronique de l'éthologie et de l'écologie comportementale.

Le modèle

Nous entamons la description de ce mode d'acquisition de connaissances qu'est la modélisation en nous intéressant d'abord à l'objet qui le fonde épistémologiquement. En dépit des nombreux travaux de philosophes portant sur la place des modèles en science, il n'existe pas de véritable consensus en ce qui a trait à leur nature, leurs caractéristiques

comme associés au type aristotélien (le compromis porte sur un nombre limité d'actions), alors que d'autres exploitant la théorie des jeux appartiendraient au second (des stratégies discrètes s'affrontent). Selon l'auteur, les deux types d'idéalisation ne sont pas mutuellement exclusifs (Frigg, R. et Hartmann, S., 2006).

¹⁹⁵ Dans ce qui suit, nous omettons sciemment de reprendre la distinction entre « modèle » et « description(s) du modèle ». Pour Godfrey-Smith, brièvement, il s'agit de concevoir une distinction entre le modèle (chose concrète ou chose concrète imaginée dans la terminologie de l'auteur) et les inscriptions matérielles du modèle (schémas, maquettes ou équations mathématiques). Cette nuance ne présente aucun intérêt si la distinction entre modèle et usage du modèle est suffisamment explicite (Godfrey-Smith, P., 2006).

principales et leurs fonctions dans l'investigation scientifique¹⁹⁶. En fait, il semble bien qu'il y ait autant d'acceptions de la notion de modèle que de contextes dans lesquels ces acceptions sont utilisées¹⁹⁷. Ainsi, une équation mathématique, une souris immunodéprimée dans sa cage, une maquette de carton, l'atome de Bohr et encore bien d'autres types d'objet peuvent tous être considérés comme des modèles. La question qui se pose alors concerne les caractéristiques qui permettent de concevoir tous ces modèles selon une perspective commune. La solution pour laquelle nous optons s'inscrit dans la continuité de ce que nous avons dit sur les modes d'investigation jusqu'à maintenant : les modèles peuvent tous être appréhendés à travers leur objectalité. C'est selon cette propriété que le modèle peut littéralement être considéré comme un *objet autonome* d'étude¹⁹⁸.

Revenons, en nous intéressant cette fois aux modèles, sur les trois expressions du caractère d'objet (la matérialité, l'historicité et l'origine intentionnelle) que nous avons traitées dans les sections précédentes. D'abord, comme le suggère Tarja Knuuttila, les modèles, en tant qu'ils sont des objets pouvant être publiés dans des journaux ou enseignés à l'université –transmis, de façon générale–, possèdent tous une certaine matérialité¹⁹⁹. C'est leur inscription dans la matière qui permet aux chercheurs de participer, à distance et/ou en différé, au développement scientifique ; et c'est encore cette inscription qui permet à l'historien des sciences de suivre la trace d'une démarche d'investigation. A la façon des instruments scientifiques, l'inscription matérielle des modèles participe à la traçabilité des développements scientifiques dans un domaine²⁰⁰. Par ailleurs, qu'ils soient constitués de

¹⁹⁶ Pour ne mentionner que les travaux les plus sollicités dans la rédaction de cette section : Hesse, M., 1966, Brissaud, M., Forsé, M. et Zighed, A., 1990, Morgan, M. S. et Morrison, M., 1999, Nouvel, P., 2002b, Humphreys, P., 2004, Frigg, R. et Hartmann, S., 2006, Weisberg, M., 2007, Kupiec, J.-J., Lécointre, G., *et al.*, 2008, et Weisberg, M. et Reisman, K., 2008.

¹⁹⁷ L'article « Models in Science » de la *Stanford Encyclopedia of Philosophy* dresse un portrait particulièrement juste des différentes positions adoptées par rapport à la nature, aux fonctions et aux capacités à représenter des modèles (Frigg, R. et Hartmann, S., 2006).

¹⁹⁸ Humphrey, selon une perspective épistémologique similaire à la nôtre, prête, pour des fins d'analyse, un statut d'objet autonome à la catégorie de modèles qu'il considère, les modèles computationnels (Humphreys, P., 2002, p. S10).

¹⁹⁹ Knuuttila, T., 2005, p. 1267.

²⁰⁰ Cette compréhension de la traçabilité se distingue quelque peu de celle mise en avant dans Humphreys, P., 2004. Pour cet auteur, la traçabilité consiste davantage en la possibilité de suivre la trace d'un cheminement, d'un raisonnement. Il n'est donc pas étonnant que cette caractéristique soit essentiellement associée au formalisme mathématique utilisé. Les preuves et les solutions à certaines dérivées partielles, par exemple,

matière (les maquettes), de symboles arbitraires (les schémas) ou de symboles conventionnés d'une portée plus vaste (les équations mathématiques), les modèles sont des entités historiques qui possèdent un acte de naissance et, parfois aussi, une descendance. Ils sont élaborés à un moment donné, et leurs modifications successives (ou leur éventuel abandon), participent de cette historicité. Le fait de considérer qu'un modèle possède une descendance apporte une justification importante à la notion de famille de modèles que nous exploiterons dans ce qui suit. Pour finir, et quelle que soit sa postérité, le modèle, comme la classification et l'expérience, est le fruit d'un processus de construction intentionnel : c'est un artefact qu'un individu, ou une communauté d'individus, a élaboré. Si certaines relations ou structures peuvent être dévoilées par hasard, découvertes sans même avoir été cherchées, dans ce qui suit, il apparaîtra que le modèle est conçu selon un objectif, pour accomplir au moins une fonction.

L'objectalité que nous imputons au modèle permet de mettre en valeur le nécessaire travail d'interprétation qu'implique son utilisation. Et cette interprétation ne peut être possible sans faire appel à une somme plus ou moins importante de connaissances d'arrière-plan. Ce sont ces connaissances qui permettent à l'utilisateur de comprendre le cadre et les contraintes épistémiques sertis dans le modèle, et de procéder à l'indexation requise pour que le modèle ne soit plus seulement une inscription matérielle, mais qu'il participe à la représentation de quelque chose. Cette conception de la notion de modèle n'est pas tout à fait originale puisque, à la suite de plusieurs auteurs²⁰¹, elle met en avant une approche triadique de la représentation scientifique, insérant entre le véhicule (le modèle) et la cible (le système de phénomènes), des utilisateurs²⁰². Le modèle participe à la représentation sans être suffisant pour la constituer. De plus, considérer le modèle comme

sont modifiées et se perfectionnent en quelque sorte. L'usage de ces nouvelles options dans certains problèmes spécifiques peut ainsi être retracé. Néanmoins, il ne nous semble pas que les progrès mathématiques expriment de façon paradigmatique la propriété de traçabilité. Certes, une large part des modèles utilisés est contrainte par les mathématiques disponibles, mais cela n'est pas toujours le cas en biologie. Le schéma d'un sentier métabolique particulier ne requiert aucun formalisme particulier. Pourtant, il s'agit bien d'un modèle et son évolution dans le temps peut être reconstituée. Bien qu'une importante forme de traçabilité découle des mathématiques, il ne nous semble pas que celle-ci soit nécessaire, pas plus que suffisante, pour rendre compte de la traçabilité effective des modèles. Seule l'inscription matérielle offre une perspective assez large pour reconstituer l'évolution du modèle.

²⁰¹ Contessa, G., 2007, Giere, R., 2004, Frigg, R. et Hartmann, S., 2006.

²⁰² Contessa, G., 2007, p. 53.

un instrument dont il faut savoir se servir, permet d'extraire notre approche de ces compréhensions de la science qui positionnent le modèle en regard des catégories de « théorie » et d' « expérimentation »²⁰³. De façon générale, la compréhension tripartite de la représentation scientifique permet de tenir un discours cohérent, sans pour autant devoir inscrire la notion de modèle dans une conception sémantique de la science. En effet, si l'approche traditionnelle du rôle des modèles en science, celle du positivisme logique, a perdu en utilité au cours du dernier demi-siècle, l'alternative que constitue l'approche sémantique n'est pas pour autant complètement satisfaisante pour traiter des modèles dans une pratique scientifique particulière. Dans sa conception originale, l'approche sémantique maintient le lien formel entre une catégorie « théorie » et la famille de modèles supposée instancier cette théorie dans la pratique scientifique afin d'en évaluer la vérité²⁰⁴. Soazig Le Bihan, à la suite de plusieurs auteurs, a souligné qu'une conception sémantique forte, qui tente de faire correspondre les modèles de la pratique scientifique aux modèles logiques de la théorie des modèles, n'est pas tenable²⁰⁵. En accord avec cette ligne de pensée, Martin Thomson-Jones recommande l'usage d'une conception sémantique ne considérant plus les modèles de la théorie comme des « structures de fabrication de vérité » (*truth-making structure*), mais comme des représentations théoriques²⁰⁶. Cette position conserve la catégorie de « théorie » mais, plutôt que de faire du modèle un outil permettant d'éprouver la vérité de certaines propositions théoriques, elle le cantonne à un rôle démonstratif. Pour sa part, Le Bihan propose une conception sémantique qui ferait correspondre la structure hiérarchique des modèles d'une théorie (de la théorie jusqu'aux modèles de données) à une structure hiérarchique d'éléments théoriques²⁰⁷. Cette approche attrayante, qui table sur la

²⁰³ Une conception similaire est exposée dans Morrison, M. et Morgan, M. S., 1999b, p. 14, et dans Morrison, M., 1999, p. 43. Bokulich accorde aussi une certaine autonomie aux modèles, mais elle maintient néanmoins leur association à la catégorie abstraite de « théorie ». Lorsque l'auteure décrit et analyse le phénomène de construction horizontale des modèles, elle écrit : « To say that the construction of a model is “horizontal” means that the primary guiding principle in the model’s construction came, not by way of theory or any particular set of experimental phenomena, but rather, by way of analogy with models belonging to neighboring theories. » Bokulich, A., 2003, pp. 611 et 624.

²⁰⁴ Suppes, P., 1962, van Fraassen, B. C., 1980, van Fraassen, B. C., 1991.

²⁰⁵ Le Bihan, S., 2008, pp. 36-37.

²⁰⁶ Thomson-Jones, M., 2006, p. 534.

²⁰⁷ Le Bihan, S., 2008, pp. 49-51.

superposition au moins partielle d'un modèle de données et d'un modèle théorique, maintient de façon sophistiquée la dichotomie théorie/expérimentation²⁰⁸.

En négligeant l'interprétation de l'objet qui rend possible la représentation d'un système de phénomènes, il s'avère difficile d'expliquer pourquoi et comment un modèle donné peut être utilisé dans des contextes d'investigation fort différents (la théorie des jeux, par exemple, est sollicitée en biologie et en économie). Puisqu'un modèle peut être utilisé dans plus d'une investigation, voire même passer d'une discipline à une autre, il semble bien que les représentations qu'il permet relèvent strictement du sujet et du contexte de l'investigation, plutôt que de quelque chose qui serait inhérent au modèle. En fait, il semble que, plus nous imputons au modèle un rôle direct (c'est-à-dire indépendant de toute interprétation) important dans la constitution d'une représentation scientifique particulière, et plus, en retour, nous limitons le nombre et la diversité des représentations qu'un modèle particulier peut générer. Par exemple, si nous considérons qu'un modèle de la théorie des jeux spécifie exactement le type d'agents pouvant être considérés (rationnel) et le types de gains impliqués (monétaire), cela limite de façon considérable son usage pour la description de systèmes de phénomènes différents, notamment certains aspects du comportement animal. En revanche, si une place non triviale est accordée à l'interprétation, le modèle se prête à un éventail plus important d'usages. C'est justement parce que le modèle précède ou anticipe le contenu représentationnel, qu'il est le support de l'interprétation, que l'investigateur doit lui adjoindre, explicitement ou non, un ensemble de connaissances d'arrière-plan. Pour nous approprier l'exemple de Gabriele Contessa (2007), le plan du métro de Londres ne peut constituer une représentation du système de transport londonien qu'à supposer qu'il soit au préalable identifié et interprété comme tel. Sans l'interprétation appropriée, le plan n'est qu'un schéma coloré, au même titre qu'un plan électrique ou que la reproduction d'une œuvre d'art. Le fait de considérer que le plan du métro (le modèle) représente le réseau de métro londonien parce qu'il est interprété dans les termes de ce réseau n'apporte guère d'appui à la conception « représentationnelle » de la notion de

²⁰⁸ La distinction entre modèle théorique et modèle de données est l'une des caractéristiques fondamentales de la conception sémantique. En utilisant le modèle en goutte d'eau de la structure nucléaire (*liquid drop model of the nuclear structure*), Portides, D., 2005, montre que certains modèles échappent à cette partition de la conception sémantique.

modèle²⁰⁹. La difficulté n'est que déplacée. De plus, en considérant que le plan du métro cesse d'être un modèle lorsqu'il se trouve entre les mains d'un non-usager, de quelqu'un n'ayant pas besoin du métro, la conception représentationnelle n'ajoute qu'un élément externe et relativisant au concept de modèle. Dans notre compréhension, il importe que l'objet conserve son statut et ses caractéristiques de modèle indépendamment d'un quelconque usage intentionnel. Il nous semble fondamental que le modèle soit reconnu comme tel avant même d'être utilisé. L'individu qui passe son chemin devant une station de métro n'en reconnaît pas moins le plan affiché, même si l'objet ne lui est d'aucune utilité à ce moment-là.

Aussi, de même que pour l'expérience et la classification, le caractère objectal d'un modèle ne suppose pas un support physique particulier. Le plan du métro de Londres permet de s'orienter, de générer des représentations, quelle que soit la matière sur laquelle il est inscrit (guide touristique, panneau de station, prospectus, site internet, etc.). Il en va de même pour tous les types de modèles, y compris les modèles strictement mathématiques. Peut-être les équations constituant un tel modèle peuvent-elles exister dans le seul esprit de quelque mathématicien mais, pour l'essentiel, il demeure que l'élaboration de leurs solutions, leur transmission dans un contexte d'enseignement et leurs usages dans l'investigation scientifique nécessitent tous une forme ou l'autre d'inscription. L'exemple paradigmatique de cette inscription, de l'existence des modèles en tant qu'objets matériels, est leur inclusion au sein des boîtes noires que sont les logiciels de modélisation ou de simulation. Le modèle est bien présent, mais il est en quelque sorte pré-interprété par l'outil informatique afin d'être intelligible (de pouvoir être pleinement interprété) par l'investigateur.

Le contraste entre le plan du métro de Londres et un modèle mathématique impose que nous nous attardions un instant sur la question des types de modèle. Dans ce

²⁰⁹ Paradoxalement, bien qu'elle conçoive qu'un modèle doit être interprété selon les termes d'un système pour constituer une représentation scientifique, thèse similaire à la nôtre, Contessa fait résider la fonction de représentation, ou la capacité à représenter, dans le modèle lui-même (2007, pp. 67-68). Dans la mesure où l'appropriation de cette représentation « intrinsèque au modèle » demande certaines aptitudes et connaissances de la part de l'utilisateur, il semble inévitable que l'interprétation du modèle nécessite de faire appel à des éléments interprétatifs extérieurs à ce dernier.

qui suit, nous ne nous intéresserons pas à distinguer des classes parmi ces objets que sont les modèles. Certes, il semblerait opportun de souligner, par exemple, les différences dans l'inscription matérielle des modèles mathématiques et des modèles physiques (une maquette). Cependant, le refus d'identifier des types de modèle nous permet d'éviter deux écueils de taille. D'abord, le fait de considérer tous les modèles comme des objets de même nature écarte, d'entrée de jeu, la difficulté d'opérer des distinctions parmi les objets de ce type. Dans la littérature portant sur ces outils, les distinctions simples abondent sans toutefois faire progresser notre compréhension au sujet de la nature, des usages et de la place des modèles dans la démarche scientifique²¹⁰. Etablir une classification des modèles apparaît non seulement être une démarche quelque peu hasardeuse mais, encore, est-il permis de douter de la valeur heuristique de son résultat²¹¹. De fait, pour notre analyse de l'exploitation des modèles en éthologie et en écologie comportementale, il importe peu de circonscrire d'éventuelles catégories dans lesquelles il serait possible de ranger, proprement, les modèles mathématiques, les modèles de données, les modèles mécaniques, les schémas, les modèles verbaux, etc. Ces catégories ne contribueraient aucunement à l'analyse de la notion de comportement animal. Ensuite, le choix épistémologique

²¹⁰ Deux des distinctions les plus communes méritent d'être présentées, si ce n'est que pour appuyer notre point au sujet de leur relative inutilité.

1° La distinction entre modèles abstraits et modèles concrets. En instaurant une dichotomie entre deux types de cohérences internes, celle de nature logique/mathématique et celle de nature matérielle, la distinction permet effectivement de partager en deux catégories la plupart des modèles. Cependant, cette partition ne contribue en rien à éclairer le processus de production d'un modèle, non plus que la question de la représentation à partir d'un objet de ce type. Les modèles concrets, comme les maquettes, sont généralement confondus avec les représentations qu'ils sont susceptibles de générer.

2° La distinction entre modèles de théorie et modèles de données. Cette fois, les types de modèles sont en quelque sorte hiérarchisés en fonction de leur proximité avec le monde réel. La distinction entre les deux types de modèles réfère essentiellement à l'investigation scientifique elle-même. Les scientifiques interprètent les phénomènes en construisant des modèles mathématiques de données. Ces modèles de données sont ensuite mis en relation, par correspondance (*mapping*), avec les modèles mathématiques de théories. Ainsi, les deux types de modèles mathématiques s'emboîtent les uns dans les autres (van Fraassen, B. C., 2006). Cette distinction, pour tout intéressante qu'elle est, souffre d'au moins deux défauts. D'abord, il est permis de douter que cette relation de correspondance entre les deux modèles puisse être retrouvée dans tous les usages de modèles mathématiques en biologie. Aussi, cette partition laisse de côté les modèles n'utilisant pas un formalisme logico-mathématique : les modèles schématiques (plan du métro), les modèles mécaniques (maquettes) et les modèles verbaux.

²¹¹ Orzack et Sober (Orzack, S. H. et Sober, E., 1993) ont bien illustré la relative naïveté d'une entreprise similaire de classification, à savoir celle établie par Levins (Levins, R., 1966) pour distinguer les types de formulation des modèles. Bien que la classification de Levins concerne les processus d'élaboration des modèles et, celle que nous récusons, la classification de leurs types de substance, il semble que la critique, réitérée par Orzack (Orzack, S., 2005), conserve toute sa pertinence.

consistant à renoncer à une telle classification, s'il faut par le maintien d'une certaine imprécision, contribue néanmoins à fonder la distinction entre modèles et usages de modèles. Dans une section ultérieure, nous nous interrogerons sur la corrélation de modèles avec leurs utilisations²¹². Pour l'heure, nous demeurons agnostiques à propos d'une éventuelle forme de canalisation –ce qui reviendrait, au fond, à admettre des types de modèles différents–, et nous ne considérons aucune restriction dans les associations modèles/usages de modèle.

A ce stade de notre analyse, il peut nous être objecté que la conception du modèle que nous mettons de l'avant est trop générale et indéterminée. En considérant le modèle comme un objet inscrit dans la matière et médié à travers cette inscription, quelle qu'elle soit, nous risquerions de faire entrer dans notre définition de modèle tous les objets susceptibles d'être interprétés. Cela n'est vrai que dans une mesure limitée : deux considérations permettent de préciser notre position. D'abord, l'approche des modèles que nous avançons se veut la plus inclusive possible. En effet, il importe pour ce qui suit que nous puissions comparer l'usage de structures mathématiques complexes avec, non seulement, des structures plus simples de même type mais, aussi, avec des structures communément considérées comme étant de nature tout autre : les schémas, les maquettes, les modèles verbaux, etc. Notre définition est donc volontairement large et englobante. En fait, la possibilité d'inclure tous les objets pertinents pour notre analyse dans la catégorie de modèle se place comme la condition nécessaire de leur comparaison. Néanmoins, un deuxième élément permet d'opérer une sélection parmi les objets candidats à cette catégorie. Il s'agit du fait que le modèle possède une *structure d'interactions interne* qui lui est propre, qui participe d'une fonction, et sur laquelle les interprétations adhèrent ou s'ajustent²¹³.

²¹² Sans l'identifier explicitement, Plutynski semble admettre une telle corrélation entre modèle et utilisation de modèle. Même si l'auteure souligne leur complémentarité dans certaines investigations, elle distingue entre 1° les « modèles chargés en théorie » de la génétique théorique des populations, permettant de traiter des questions « comme si » (*as if questions*), et 2° les « modèles construits avec des données » de la génétique moléculaire évolutive, qui eux permettent de tester, pour l'essentiel, des hypothèses empiriques spécifiques (Plutynski, A., 2006).

²¹³ Cette relation entre structure interne et interprétation est abordée, notamment, dans Longo, G., 2008, p. 149.

De façon synthétique, la structure du modèle peut être envisagée comme un ensemble clos et spécifié de relations entre des variables et des paramètres. Quelques précisions s'imposent inévitablement. D'abord, la structure du modèle constitue un ensemble –elle regroupe des éléments (relations, variables et paramètres)– fermé et invariable, car n'admettant pas l'addition ou la suppression d'éléments. Une modification du contenu de l'ensemble entraîne un changement de structure et, ainsi, la modification du modèle. Les relations entre les éléments sont spécifiées au sens où chacune d'elle appartient à un type déterminé. Cette spécification n'exclut cependant pas que la relation puisse être instanciée de plusieurs façons. Pour illustrer très sommairement, le jeu du faucon et de la colombe structure la relation entre la stratégie colombe, le choix de la stratégie de l'adversaire et le gain, quel que soit le contexte auquel ce jeu est appliqué (partage de ressources, comportement anti-prédation, etc.). Ce sont ces relations qui, à travers les variables et paramètres, confèrent la forme ou la structure que possède le modèle. Par exemple, les relations peuvent établir une *boucle* de rétroaction, ou une *cascade* de réactions. Toutefois, et contrairement à ce que la phrase précédente semble suggérer, la structure ne prendra que très occasionnellement une forme géométrique facile à assimiler. Dans nombre de cas, comme dans les modèles dynamiques de changements d'état, il n'est pas possible d'assimiler la structure à une forme aussi intuitive. Par ailleurs, il faut résister à la tentation d'identifier ces relations de structure à des relations causales. Bien que la causalité puisse, dans une certaine mesure, être appréhendée à travers des modèles dits causaux²¹⁴, le modèle, au sens où nous l'entendons, met en place une plus grande diversité de relations entre les éléments. Pour l'instant, il ne suffit que de songer à la relation d'identité ou à la corrélation pour s'en convaincre. Finalement, c'est le fait que les variables, les paramètres et les relations puissent être instanciés qui rend possible l'interprétation du modèle, sa participation à une représentation et, plus globalement, à la démarche d'investigation. Le degré de spécification des variables et paramètres dépendra non seulement du modèle mais, aussi, de l'usage qui en est fait.

²¹⁴ Pour une analyse de la notion récente de modèle causal, consulter : Schaffer, J., 2007, Hall, N., 2007, Halpern, J. Y. et Pearl, J., 2005a et Halpern, J. Y. et Pearl, J., 2005b.

De ce qui précède, au moins deux difficultés peuvent être évoquées concernant notre réification de la notion de modèle et la participation de cet objet à un mode d'investigation indépendant. D'abord, dans notre caractérisation du modèle, la notion de structure mise en avant n'est pas sans faire penser à une déclinaison naïve de la théorie des modèles. En fait, nous admettons la rigueur du formalisme logique de cette approche sans nous intéresser à la syntaxe qui la rend possible. Le principal motif que nous pouvons avancer pour défendre cette option est d'ordre épistémologique : à notre sens, il n'est pas possible de rendre compte de tout ce que nous souhaitons considérer comme des modèles sans permettre que la forme d'un modèle dépende d'une cohérence autre que syntaxique (ou interprétable en termes syntaxique). Par ailleurs, le fait que la cohérence interne des modèles mathématiques se manifeste différemment de celle des modèles non-mathématiques –la cohérence est explicite dans l'inscription d'un modèle mathématique– ne constitue pas un argument suffisant pour leur attribuer un statut particulier. Non plus le fait que ces modèles mathématiques soient eux-mêmes façonnés à partir d'objets dits mathématiques²¹⁵. Ce point essentiel sera abordé un peu plus loin.

Ensuite, notre description du modèle semble aussi inclure les objets que nous avons identifiés par les termes de classification et d'expérimentation, ce qui n'est pas sans menacer l'intégrité, et surtout l'indépendance partielle, de nos trois modes d'investigation. De fait, une classification et une expérience possèdent toutes deux des structures internes qui établissent des relations définies entre variables et paramètres. En ce sens, elles présentent une similarité considérable avec les modèles. La seule façon de départager ces objets, de mettre en évidence leur spécificité sans avoir recours aux représentations distinctes qu'ils sont susceptibles d'engendrer, reste donc de nous attarder à leur structure et, plus précisément, au type de cohérence de leur structure.

Une classification partage en classes des éléments particuliers. La distribution des éléments est faite selon un ensemble de règles explicites qui spécifient les critères

²¹⁵ Cité par van Frassen (2006, p. 537), Reichenbach expose simplement ce qui peut être entendu par la notion d'objets mathématiques. Il écrit : « Un objet mathématique de la connaissance est uniquement déterminé par les axiomes et les définitions des mathématiques. » Plus loin, il précise encore son idée : « L'objet physique ne peut pas être déterminé par des axiomes et des définitions. C'est une chose du monde réel, non pas un objet du monde logique des mathématiques. » (Reichenbach, H., 1965 [1920], pp. 34 et 36, respectivement).

d'appartenance et d'exclusion et, ainsi, établissent des distinctions entre les différentes classes. Une classification est un ensemble clos qui n'admet l'ajout d'une nouvelle classe que si celle-ci obéit aux relations de la structure. De la même façon, une classification admet seulement l'insertion des nouveaux éléments qui entrent dans la définition d'une classe de la structure. En ce qui concerne la structure arborescente de la plupart des classifications, celle-ci est la conséquence d'un ordre de règles d'appartenance et d'exclusion qui définit de façon séquentielle des classes de plus en plus spécifiques. L'ordre des règles, aussi bien que les règles elles-mêmes, peuvent être exprimés par la syntaxe rigoureuse de la théorie des modèles. Si une classification peut être considérée comme un modèle au sens où nous l'avons défini plus haut, il s'agit d'un modèle où la cohérence de la structure ne peut être assurée que par la syntaxe.

La question de la structure interne d'une expérience, et donc le type de cohérence qui en assure l'intégrité, implique des difficultés supplémentaires. Une expérience, avons-nous écrit, est à la fois un protocole et un dispositif, chacun possédant une structure indépendante. Même si ces deux éléments ne peuvent être radicalement distingués –le protocole spécifie une partie du dispositif, alors que le dispositif impose des contraintes sur le protocole–, leurs différences suffisent à exposer le problème. Entre les règles du protocole (qui consistent en instructions devant être interprétées avant d'être exécutées), les règles propres au dispositif (qui concernent les relations entre les éléments qui lui sont constitutifs) et les règles inhérentes aux éléments de ce dispositif (qui concernent le fonctionnement d'un instrument, ou l'intégrité biologique d'un organisme), pour demeurer très schématique, l'expérience assemble une diversité de structures ne pouvant pas être considérées comme participant d'un seul et unique type de cohérence. En d'autres mots, il ne semble pas qu'il soit possible de traduire ces différentes structures dans les termes d'un ensemble commun (et plus général) de relations, de variables et de paramètres. Si l'intégration de structures aux cohérences diverses constitue une caractéristique suffisante pour distinguer l'expérience du modèle –chaque modèle ne repose que sur une seule structure–, il nous reste alors à établir ce qui confère à l'expérience son unité interne, sa cohésion. Or, contrairement à la classification et au modèle, il ne semble pas que nous puissions apprécier l'unité d'un objet aussi complexe que l'expérience sans

avoir recours aux éléments entrant dans sa production. En fait, la cohésion d'une expérience repose essentiellement sur les buts scientifiques, ainsi que les contraintes techniques et cognitives, ayant présidé à sa construction initiale. Cette cohésion relève donc d'un contexte historique et contingent. Par exemple, l'étude des stimuli déclenchant le comportement d'enlèvement des fragments de coquille chez la mouette rieuse, repose autant sur la découverte de ce comportement par l'équipe de Tinbergen, que sur la présence du comportement chez cette espèce particulière, le choix des objets utilisés pour tester les stimuli déclencheurs, les méthodes d'observation employées (observation directe d'un nid, ou inventaire sur plusieurs nids), etc. D'autres facteurs auraient pu contribuer à produire une expérience similaire, mais cette expérience particulière, motivée par l'objectif de vérifier la valeur adaptative du comportement, est ainsi structurée.

La modélisation

Les questions de l'objectalité et de la structure du modèle ayant été abordées, il importe maintenant de nous intéresser à l'usage de ces objets particuliers, c'est-à-dire à la modélisation. Pour réaliser une modélisation, pour intégrer cette perspective épistémologique dans une démarche d'investigation, nous avons insisté sur le fait que le modèle est d'abord interprété. Cette interprétation correspond à une démarche d'appropriation, à l'aide de connaissances qui dépassent la seule capacité de l'intéressé à décrypter l'inscription matérielle du modèle, d'un système abstrait de relations entre des entités. En s'appropriant un modèle, le scientifique élabore une représentation plus ou moins détaillée de ce système. Cette représentation se constitue à partir d'une instanciation des éléments du modèle qui peut être très sommaire²¹⁶. Volontairement, nous ne distinguons pas de degré d'abstraction ou de sophistication d'une représentation. Nous ne nous intéressons pas non plus à individuer les représentations, à comprendre comment elles

²¹⁶ Par exemple, la représentation qui découle d'un modèle de Lotka-Volterra peut se limiter à celle d'une fluctuation des effectifs d'une population en fonction d'une caractéristique d'une autre population. Elle peut aussi être détaillée par des instanciations plus importantes, comme l'implique la représentation d'une relation prédateur-proie ou parasite-hôte générale, ou encore la représentation d'une relation prédateur-proie qui admet l'importance du taux de prélèvement des proies par les prédateurs, et du taux de reproduction des proies, etc.

se forment et se succèdent (de façon continue ou non), ou à spéculer au sujet de la contingence ou de la nécessité de ce qui unit l'objet qu'est le modèle à une ou plusieurs représentations. Il s'agit de questions empiriques qui relèvent des sciences cognitives et psychologiques, et qui ne sont pas pertinentes pour notre comparaison de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale²¹⁷. Finalement, l'individu accomplit une modélisation lorsqu'il utilise la représentation engendrée par l'interprétation du modèle. Cet usage passe, une nouvelle fois, par un rapport d'indexation de l'investigateur. A la différence de l'indexation par rapport à l'objet, qui consiste en la mise en relation de l'individu (de ses connaissances) avec les caractéristiques de l'objet (la matière de son inscription autant que les éléments de sa forme), cette indexation, du second ordre en quelque sorte, s'établit entre l'individu et la représentation. C'est en se positionnant en regard de la représentation générée, c'est-à-dire en faisant appel à des connaissances d'arrière-plan, qu'il lui devient possible de la calculer, de la manipuler et de l'utiliser. Deux exemples rendront plus clair cette description :

1° L'homme qui s'arrête devant le plan d'un métro parvient rapidement à se positionner : il rapporte le nom de la station dans laquelle il se trouve au nom inscrit sur le plan (indexation du premier ordre). Il a adéquatement interprété l'objet, le modèle. Ensuite, il lui faut définir la direction à adopter et, le cas échéant, repérer les changements de ligne nécessaires pour parvenir à sa destination (indexation du deuxième ordre). Il *utilise* alors la représentation pour établir son itinéraire.

2° La modélisatrice étudie les relations écologiques qui associent une population de proies à une population de prédateurs. Elle s'intéresse particulièrement aux effectifs de chaque population car les deux espèces sont menacées. Puisqu'elle sait que le modèle de Lotka-Volterra, en dépit de simplifications trop importantes, possède une solution décrivant la survie des deux populations, la modélisatrice opte pour cette première piste. Elle comprend le modèle, maîtrise les mathématiques (deux équations logistiques) et considère

²¹⁷ De façon similaire, nous délaissions l'analyse de cette démarche particulière du modélisateur qui consiste à se pencher sur un modèle mathématique, à l'interpréter en regard d'un objectif particulier, et à l'écarter sans l'utiliser vraiment, c'est-à-dire sans modéliser, à la faveur d'un autre modèle susceptible d'être interprété de façon plus satisfaisante.

que l'objet, au moins dans un premier temps, est pertinent pour ses interrogations (indexation du premier ordre). Ensuite, il lui importe d'établir à quel point la situation qui l'intéresse s'approche du scénario décrivant la survie des deux populations dans le modèle. Elle instancie les paramètres du modèle avec des données trouvées dans la littérature, procède à la résolution du système d'équations, et conclut finalement que le résultat ne capture rien de la situation qu'elle tente de comprendre (indexation du second ordre).

A la suite de cet aperçu schématique, il convient maintenant de procéder à l'examen des caractéristiques de ce mode d'investigation. Notre compréhension des deux étapes principales d'une modélisation, à savoir la nécessaire interprétation du modèle pour la constitution d'une représentation, et l'usage de cette représentation pour l'acquisition de connaissances, peut encore être étayée en situant plus précisément la place du modèle dans la démarche scientifique. Pour cheminer dans ce sens, nous nous intéresserons d'abord au modèle en fonction du contexte gnoséologique dans lequel il intervient. Ensuite, nous examinerons la relation qu'entretient la modélisation avec les phénomènes empiriques. En comprenant mieux comment une modélisation se rapporte au monde, nous serons davantage en mesure d'aborder la question des fonctions pouvant lui être attribuées dans la démarche scientifique.

Contexte gnoséologique de la modélisation

D'abord, et il importe d'insister encore, un modèle est un ensemble clos sur lui-même. Bien que sa structure interne définisse un certain nombre de relations, possibilités ou contraintes, celle-ci n'est pas suffisante pour que puisse être élaborée une modélisation. Le modèle ne peut être exploité, utilisé dans l'investigation, sans que lui soit accolée une interprétation individuelle et donc externe. Cette thèse d'une disjonction du modèle et de l'interprétation ne fait évidemment pas l'unanimité dans la littérature philosophique sur les modèles. Paul Humphreys, entre autres, défend l'idée que l'interprétation d'un modèle mathématique est inséparable du modèle lui-même²¹⁸. Il impute cet état de fait au processus

²¹⁸ Humphreys, P., 2002, p. S10.

de construction du modèle, processus au cours duquel intervient un ensemble de corrections (*correction set*), toujours sujet-dépendant. Cette conclusion ne nous semble pas valable. Dans la mesure où la soi-disant « interprétation interne au modèle » est considérée comme insuffisante pour la modélisation, son éventuelle correction repose inévitablement sur l'interprétation personnelle et externe qui précède la décision de corriger ou non. Il apparaît plus simple et moins contradictoire de concevoir l'interprétation de l'individu comme s'appuyant à la fois sur les contraintes formelles de l'objet, sur une démarche personnelle d'indexation et sur un ensemble de connaissances d'arrière-plan.

Ces trois conditions de l'interprétation d'un modèle mettent en évidence son intrication dans un contexte. Un modèle ne vient pas seul. Minimale, nous pouvons envisager ce contexte comme étant celui de la science, de la démarche d'acquisition et de partage du savoir. Deux aspects complémentaires permettent d'éclairer son rôle, depuis la formulation de l'interprétation jusqu'à la modélisation elle-même. Dans un premier temps, le modèle s'inscrit dans une démarche intentionnelle. L'investigation chemine à l'aide du modèle, non pas parce que celui-ci s'impose dans la série des étapes « objectives » de la démarche scientifique, non plus parce qu'il s'agit d'un dernier recours, d'une sorte d'arme absolue, mais bien plutôt parce que l'individu estime que la modélisation est le mode le plus approprié pour parvenir à ses objectifs de connaissance. L'interprétation participe à cette finalité. Elle s'exprime notamment par le choix et l'adoption d'un modèle particulier, démarche qui n'est pas anodine lorsqu'il s'agit d'opter pour l'un des membres d'une famille de modèles. Aussi, dans certaines situations, l'investigateur aura à sa disposition des modèles impliquant des hypothèses, ou certaines relations, radicalement différentes. Utilisant un système dynamique, il devra choisir, par exemple, d'intégrer la temporalité sous une forme continue ou sous la forme de pas de temps discrets. Puisque, ultimement, et au-delà des éventuels problèmes de calculabilité qu'implique l'usage de certains modèles mathématiques, seule la mise à l'épreuve empirique permet de déterminer l'adéquation d'une modélisation en regard de l'intention initiale, toute la gamme des options disponibles pour l'interprétation et l'usage de la représentation relève d'un contexte gnoséologique. Plus précisément, l'investigateur, en fonction d'un certain nombre de critères scientifiques et sociologiques (originalité et nouveauté de l'approche, puissance computationnelle à

disposition, temps, fidélité au système naturel, etc.), retient l'option qui lui paraît la plus appropriée. Bien que de grandes lignes de recherche puissent progresser indépendamment de certains choix méthodologiques, la décision d'adopter une option oriente de façon importante l'activité de recherche de l'individu. Ainsi, pour employer un exemple simple parce que caricatural, l'étude de l'interaction proie-prédateur peut être entreprise par l'intermédiaire d'un modèle populationnel (Lotka-Volterra) ou d'un modèle d'approvisionnement optimal. Néanmoins, et bien qu'elles puissent toutes deux faire progresser la connaissance de ce type d'interaction, les deux options orientent la démarche d'investigation vers deux domaines radicalement différents. A vrai dire, le choix intentionnel d'un modèle aura tout à voir avec certains facteurs humains, à la fois individuels et collectifs, qu'il s'agisse des objectifs d'investigation, des connaissances disponibles et/ou maîtrisées, de la possibilité d'élaborer des expériences susceptibles de produire une confirmation empirique, etc.

Dans un deuxième temps, et de façon corrélée, l'interprétation et l'usage du modèle choisi pour l'investigation repose nécessairement sur la masse de ce qui est connu en regard, d'abord, du phénomène naturel étudié et, ensuite, de la pratique même entourant l'usage du modèle. Il n'est pas possible de modéliser sans qu'intervienne la composante gnoseologique du contexte. L'usage, même d'un point de vue strictement théorique, du modèle de Lotka-Volterra nécessite une compréhension minimale de notions telles que celles de population, de proie, de prédateur, de taux de reproduction, etc. De fait, les paramètres d'un modèle ne peuvent pas demeurer vides de sens si celui-ci doit être utilisé dans une investigation. Et le recours à des connaissances d'arrière-plan spécifiques devient tout simplement indispensable pour l'adjonction de données empiriques pertinentes, nécessaires à la représentation de phénomènes naturels. Ainsi, pour évaluer l'aptitude d'un modèle à décrire une situation biologique, il est indispensable d'utiliser des valeurs de paramètre (mesurées ou estimées) qui soient appropriées au système. Par exemple, un modèle populationnel de la variation des effectifs de populations particulières de proies et de prédateurs (Lotka-Volterra) requiert des données spécifiques aux populations d'intérêt, leur taux de reproduction, le taux moyen de prélèvement des proies par les prédateurs, etc. Pour notre approche, la question de savoir comment s'organise ce contexte, et notamment

l'indispensable arrière-plan de connaissance, ne présente qu'un intérêt limité. Il n'est pas utile d'établir de quelle nature sont les informations puisées dans cet arrière-plan (des faits, des données ou des hypothèses), non plus que de tenter de déterminer le ou les types de relations qu'entretient une interprétation avec la notion indéterminée de théorie. Ici, l'élément qui nous semble capital pour l'interprétation et l'usage du modèle, est le simple mais incontournable recours à un corpus de connaissances déjà constituées.

Il semble important de souligner que ce recours, ainsi que la composante intentionnelle de l'interprétation, ne relativisent pas l'importance des modèles dans la démarche l'investigation. Ce n'est pas parce que l'usage d'un modèle particulier relève de facteurs contingents –les objectifs et l'expérience de l'individu impliqué, le contexte dans lequel le modèle est développé–, que sa contribution à la connaissance est arbitraire. Toutes les modélisations nous révèlent quelque chose à propos du monde qu'elles représentent et qu'elles permettent de manipuler, ne serait-ce que par leur seule façon de représenter un système de phénomènes complexe. Pour bien comprendre la valeur heuristique de ce mode d'investigation, il importe donc de nous pencher sur sa relation avec le monde naturel, ou sur ce qui lie la modélisation à la réalité, une fois l'interprétation mise en place. Cette association entre la représentation découlant du modèle et un système de phénomènes nous semble pouvoir être analysée en regard de quatre dimensions distinctes mais néanmoins intriquées.

Modélisation et système de phénomènes

D'abord, la relation entre une modélisation particulière et la réalité peut être envisagée sur un plan strictement sémantique. Il s'agit d'apprécier le degré de conformité de la représentation impliquée avec ce qu'elle dénote. La relation entre la modélisation et le système de phénomènes s'envisage alors selon un continuum d'adéquation. Même si cette adéquation pourrait également être envisagée à une échelle inférieure, en regard de seulement certaines composantes de la représentation par exemple, nous limitons sciemment notre analyse à l'ensemble. Le fait de constater que des parties d'une modélisation possèdent différents degrés d'adéquation avec le monde ne contribue guère à

faire avancer notre compréhension de l'objet qu'est le modèle, ou la façon dont cet objet est utilisé dans une investigation. Par ailleurs, il importe de ne pas confondre la question de l'adéquation d'une structure interprétée avec ce qui est observé du monde, et la question de la correspondance des entités de la modélisation avec des entités du monde. La représentation qui découle d'un modèle peut très bien exprimer une importante adéquation avec le système de phénomènes, mais mettre en scène des entités qui ne correspondent pas toutes à celles du système. Nous laissons temporairement de côté la question de la correspondance.

En regard de leur adéquation avec le monde, il est possible d'assigner deux limites radicalement opposées aux modélisations. D'un côté, la modélisation représenterait parfaitement le système de phénomènes vers lequel elle est dirigée. Davantage qu'une représentation simplifiée de celui-ci, elle constituerait en fait une fidèle réplique de ce dernier, déployant les mêmes propriétés et, plus simplement, la même complexité. Il va de soi que ce cas de figure n'est jamais pleinement réalisé dans la pratique scientifique contemporaine. D'autant plus que, dans certaines disciplines, notamment en microphysique, l'investigateur conçoit sa représentation/modélisation à travers l'interaction même de ses outils de détection avec les phénomènes²¹⁹. Les possibilités d'évaluer l'adéquation de la modélisation avec le monde sont, dans ces cas, limitées, et ne reposent alors que sur la vérification empirique et/ou la validation de modélisations associées dans le contexte théorique d'arrière-plan. De l'autre côté du continuum d'adéquation, il y aurait l'inadéquation complète. Dans ce second cas limite, la représentation découlant du modèle ne saisirait aucun des éléments du système naturel vers lequel elle est dirigée. En regard de ce système, la modélisation constituerait simplement une erreur ou une fantaisie. L'impossibilité logique de ce second cas limite est flagrante. Dans la mesure où une modélisation requiert l'interprétation d'un modèle, et que cette interprétation est nécessairement fondée sur un degré minimal d'adéquation avec le monde (même si c'est

²¹⁹ Ainsi, dans certaines situations, il n'est plus possible de concevoir certaines variables comme indépendantes du système auquel elles appartiennent. Bachelard, observateur assidu de la science de son temps, remarquait : « La rencontre du photon et de l'électron modifie la place de l'électron ; elle modifie d'ailleurs la fréquence du photon. En microphysique, il n'y a donc pas de méthode d'observation sans action des procédés de la méthode sur l'objet observé. Il y a donc une interférence essentielle de la méthode et de l'objet. » (Bachelard, G., 1999 [1934], p. 126).

selon l'analogie la plus obscure), il en découle qu'aucune modélisation ne peut être complètement indépendante du monde. La question de l'adéquation avec le monde se pose uniquement lorsque sont mobilisées des entités, réelles ou supposée telles (particules, populations, individus, etc.), dans une interprétation. La non-adéquation totale, tout comme l'adéquation parfaite d'ailleurs, constitue en fait une limite jamais atteinte.

Ensuite, sur un plan temporel, il convient d'apprécier la chronologie dans laquelle s'inscrit la constitution d'une modélisation particulière. Ici, il ne s'agit pas de nous intéresser à la temporalité du processus de « mise au monde » de la modélisation –ou, plus simplement, à la durée de l'élaboration d'une modélisation à partir d'un modèle–, mais plutôt de rendre compte d'un facteur d'originalité. Car, puisque la pratique scientifique contemporaine présente un caractère hautement récursif, il apparaît évident que toutes les modélisations ne se donnent pas avec un même degré d'originalité. Il va de soi qu'une première modélisation –l'élaboration d'un modèle d'approvisionnement optimal général à l'aide du théorème de la valeur marginale, pour reprendre le travail de Charnov, E. L. (1976)–, réalise des objectifs qui, bien qu'ils puissent être conformes aux attentes de l'investigateur, demeurent néanmoins plus modestes, plus généraux ou plus rudimentaires par rapport aux développements subséquents que la modélisation rend possibles. C'est ainsi qu'il convient de distinguer une modélisation originale –l'usage original d'un modèle– des remodelisations qui lui succèdent²²⁰. Ces dernières peuvent être effectuées sur la base de deux pôles d'actualisation d'une modélisation originale. D'abord, elles peuvent avoir lieu à travers une modification de certaines des informations d'arrière-plan qui sont mobilisées dans l'usage du modèle. Pour reprendre le cas du modèle de Lotka-Volterra, cela correspondrait au fait d'utiliser des valeurs de paramètres différentes pour investiguer la fluctuation des effectifs d'un couple prédateur-proie nouveau, par exemple. Dans ce cas, la représentation du second système ne diffère de la représentation initiale que par certains

²²⁰ Nouvel, dans son analyse fine des notions de modèle et de métaphore, endosse la distinction entre production de modèle et transposition de modèle. Il écrit : « Transposer un modèle, ce n'est pas la même chose que faire ou proposer un modèle. Faire un modèle, c'est [...] simplifier une situation. Transposer un modèle, c'est faire ce qu'on fait lorsqu'on emploie un mot dans un domaine étranger à son domaine d'origine, c'est faire une métaphore. » Par ailleurs, Nouvel ne situe pas sur le même plan ce que nous identifions comme deux types équivalents, mais distincts, de modélisation. Selon l'auteur, la modélisation, ou production d'un modèle, appartient aux acquis théoriques (à l'information d'arrière-plan), alors que la transposition, ou emprunt d'un modèle, relève du processus d'investigation (Nouvel, P., 2002a, pp. 198-200).

détails de l'interprétation. Par ailleurs, il est aussi possible que la remodelisation soit effectuée à partir des paramètres d'origine, mais en exploitant une forme modifiée du modèle initial, ou un nouveau modèle de même famille pour être rigoureux. A titre d'illustration, nous pouvons songer à l'introduction d'un terme de « dépendance à la densité de la population » dans le modèle de Lotka-Volterra²²¹. Le modèle, conserve une inscription et une forme similaire car un seul terme est ajouté. La représentation qui découle de son interprétation est plus détaillée car elle introduit dans le système proie-prédateur un aspect supplémentaire, la densité de la population de proies. A la suite de cet ajout, l'usage de la représentation sera distinct de l'usage de la représentation initiale. Du seul point de vue mathématique, des solutions d'équilibre supplémentaires apparaissent, si bien que l'interaction entre la variation des effectifs de proies et celle des effectifs de prédateurs doit être en partie repensée. Les deux modélisations décrivent l'interaction des populations de façon similaire, mais leur représentation du système de phénomènes, de son comportement en regard d'une perturbation (chute subite du taux de reproduction des proies par exemple) sont différentes.

Bien que les deux formes d'actualisation se ressemblent par le fait qu'elles génèrent des représentations nouvelles à partir d'un modèle déjà utilisé pour d'autres fins, elles n'en diffèrent pas moins dans leur profil épistémologique. Dans le premier cas, il s'agit d'une opération essentiellement méthodologique: les informations exploitées dans la modélisation sont modifiées en regard d'un objectif. Dans le second cas, la modification concerne un ou plusieurs éléments de la structure du modèle: elle est de nature épistémique. C'est selon cette seconde forme d'actualisation qu'il apparaît le plus légitime d'utiliser le terme de remodelisation. Dans ce cas de figure, l'usage d'un modèle est renouvelé, même si ce n'est que de modeste façon, et la modélisation apparaît comme participant véritablement à une démarche récursive. Modifier un modèle implique que sa forme initiale ne soit pas entièrement satisfaisante, et que la nouvelle forme apporte quelque chose à la démarche d'investigation. Pour les nombreux autres cas où une modélisation déjà bien établie est exploitée –c'est ce qui constitue une part de la pratique scientifique contemporaine–, il

²²¹ Weisberg, M. et Reisman, K., 2008, s'intéressent à la structure du modèle de Lotka-Volterra, et s'efforcent de démontrer que la composante principale du modèle, ce qu'ils nomment le Principe Volterra, peut être considérée comme robuste à plusieurs égards.

semble plus convenable d'évoquer le terme de transposition. Dans une transposition, l'objet qu'est le modèle est importé tel quel pour permettre le déploiement d'une nouvelle modélisation. Le travail nécessaire pour modéliser est alors un travail d'interprétation. Cette nuance entre modélisation et transposition, entre deux types d'appropriation d'un modèle, s'avèrera importante pour notre comparaison de l'éthologie et de l'écologie comportementale.

Le troisième plan de la relation entre la modélisation et le monde est d'orientation ontologique. En bref, il s'agit de comprendre de quelle nature est le lien permettant d'associer les éléments du modèle à l'un ou l'autre aspect du système de phénomènes qu'ils contribuent à représenter. Pour cheminer dans cette direction, il ne semble pas que des interprétations de ces relations en termes de similarités²²² ou d'analogies²²³ soient suffisantes, ni même adéquates. Pour appréhender plus facilement ce troisième élément de relation, il apparaît judicieux de concevoir le système de la modélisation (le modèle interprété) et le système des phénomènes (le monde) comme

²²² Selon Giere, R., 2004, qui par ailleurs développe une conception des modèles et de la modélisation en plusieurs points similaire à la nôtre, l'usage du modèle permet de constituer une représentation du monde en exploitant, notamment, les similarités entre des aspects du modèle et des aspects du monde que le modèle a pour fonction de représenter (p. 747). Cette perspective présente le désavantage de ne pas pouvoir rendre compte des entités de la modélisation auxquelles aucun aspect du monde n'est similaire, mais qui participent néanmoins de la représentation globale. Aussi, il semble que la similarité soit non seulement une relation vague mais, aussi, qu'elle désamorce une part de l'intentionnalité inhérente aux liens que l'investigateur crée entre la modélisation et le système de phénomènes. Certes, Giere insiste sur le fait que la relation de similarité est établie par le scientifique lui-même, au moment où celui-ci associe des aspects du modèle à certains aspects du monde (pp. 747-748). Cependant, il semble que l'homme de science soit davantage préoccupé par la correspondance d'éléments du modèle à des éléments du monde, que par leur ressemblance ou similarité avec ceux-ci. Par exemple, il n'est pas évident de comprendre en quoi le codon UGU est similaire à l'acide aminé lui étant associé (cystéine) dans une modélisation de la traduction d'une séquence d'ARN en un peptide. Par contre, il est intuitif d'apprécier la correspondance entre les deux entités.

²²³ Pour Hesse, M., 1966, le modèle physique –un type de modèle couramment opposé dans la littérature aux modèles abstraits, aux modèles théoriques ou aux modèles fictionnels (Frigg, R. et Hartmann, S., 2006)– est considéré comme représentant le comportement et la structure du système physique. Selon Hesse, la relation entre la modélisation et le système peut être envisagée selon trois types différents d'analogies. Considérons la maquette d'un avion à titre d'illustration. **L'analogie positive** caractérise un aspect de la modélisation qui est analogue à un aspect du système réel. Dans ce cas-ci, nous pouvons considérer la forme des ailes de l'avion. **L'analogie négative**, quant à elle, sert à identifier une absence d'analogie dans la relation entre l'usage du modèle et ce qui est modélisé. Par exemple, la maquette utilisée en soufflerie n'est d'aucune utilité pour penser l'influence de la répartition de la cargaison sur le comportement aérodynamique. Finalement, **L'analogie neutre** désigne une relation entre des aspects de la modélisation et du système physique dont la similarité ne peut pas être appréciée. Il peut s'agir, par exemple, de la relation entre les matériaux utilisés pour l'élaboration de la maquette et ceux utilisés pour construire le véritable avion (Morrison, M. et Morgan, M. S., 1999a, p. 5).

parfaitement distincts, l'un et l'autre étant constitués à la fois par des entités et par les relations établies entre ces entités. Maintenant, ce qu'il convient ici d'analyser n'est pas l'adéquation entre les deux systèmes, c'est-à-dire le fait que le comportement du système représenté dans la modélisation soit plus ou moins isomorphe avec le comportement du système naturel, mais, plutôt, la correspondance des entités et des relations internes de l'un des systèmes avec celles appartenant à l'autre. Toutes les entités d'une modélisation peuvent ainsi être envisagées à l'aune de leur correspondance, ou non, avec des entités du système de phénomènes. Bien que cette opération ne permette certainement pas de distribuer toutes les entités d'une modélisation en strictement « correspondantes » et « non-correspondantes » –dans plusieurs cas, seuls des arguments de plausibilité étayent avec plus ou moins de succès la distribution–, elle demeure néanmoins indispensable pour comprendre le rapport au monde de ce mode d'investigation, et plus particulièrement la place des modélisations particulières dans l'investigation. La correspondance d'une entité modélisée (c'est-à-dire participant de la représentation engendrée par un modèle) avec une entité du monde naturel s'entrevoit le plus simplement sur un plan matériel. Bien que cela ne constitue qu'une réponse partielle à la question du réalisme des entités, il importe que le critère de correspondance d'une entité représentée avec une entité du monde soit empirique et pragmatique²²⁴. Le plus important, dans notre démarche, est de rendre compte de ce que le scientifique mesure. Peu importe, ultimement, ce que cette mesure cerne de la réalité du phénomène. La réalité d'un phénomène ou d'une entité peut toujours être démentie par des travaux ultérieurs²²⁵. Dans la mesure où il s'avère possible d'associer, directement ou non, l'entité de la modélisation à une entité susceptible d'être matérialisée et individuée à l'intérieur d'un système de phénomènes, il y a correspondance. Lorsque cette association

²²⁴ Cette approche est suggérée dans Giere, R., 2004. Cependant, l'auteur ne s'intéresse pas aux entités d'un modèle, mais plutôt à des aspects (*features*), un terme moins rigoureux qui légitime, d'une certaine façon, une analyse du modèle qui considère certains « aspects » et en laisse d'autres de côté. Par ailleurs, comme nous avons vu plus haut, Giere envisage la relation entre ces aspects et le monde non pas en termes de correspondance, mais en termes de similarité.

²²⁵ Volontairement, nous ne faisons pas la nuance entre les entités théoriques et les entités « directement » ou « strictement » matérielles. Bien que ces deux catégories puissent peut-être être considérées comme distinctes dans une approche épistémologique, il n'en demeure pas moins qu'elles restent toutes deux sujettes à la réfutation. McKinney, W. J., 1991, s'intéresse à l'épisode de la découverte puis du déni de la réalité de la « polyeau » (*polywater*). Il distingue l'entité théorique « polyeau », associée à un nouveau cadre explicatif, de l'entité matérielle produite en laboratoire, « l'eau anormale ». L'existence de l'entité théorique a pu être démentie, alors que l'entité observée s'est vu attribuer une nouvelle explication.

n'est pas possible, l'entité de la modélisation est de nature abstraite. Elle n'appartient pas au système de phénomènes, mais plutôt à la forme du modèle, et elle intervient dans la modélisation afin d'en assurer la cohérence.

De la même façon que pour les entités d'une modélisation, les relations entre ces entités doivent aussi être appréhendées en termes de correspondance avec les relations à l'œuvre dans le système de phénomènes. Cette fois, le critère de la matérialité n'est pas approprié pour envisager la correspondance entre les deux relations²²⁶. En revanche, la possibilité qu'une modélisation admette la représentation de relations causales présente un plus grand intérêt pour l'examen des modèles utilisés en biologie du comportement. Il importe donc de nous interroger au sujet de la nature des relations entre les entités d'une modélisation. De la même façon que pour les entités elles-mêmes, dont le caractère matériel ne semble pas pouvoir être attesté directement, certaines difficultés sont associées à la catégorisation des relations d'une modélisation. Deux types de relation peuvent néanmoins être dégagés, permettant d'avancer dans notre compréhension du rapport de la modélisation avec le monde. Il s'agit des relations causales et des corrélations. Puisqu'il n'existe pas de méthode qui permette d'attester du caractère causal d'une relation particulière dans un modèle, le repérage de la causalité ne peut être établi qu'à travers la modélisation, justement parce que celle-ci intègre des connaissances concernant le système de phénomènes. Les relations participant de la modélisation possèdent donc un statut particulier. Néanmoins, il semble possible d'esquisser un critère de partage des relations internes à la modélisation sur la base des éventuelles correspondances avec des relations « naturelles » du système de phénomènes. Ce critère ne permet évidemment pas de dévoiler la structure causale cachée d'une modélisation, mais il confère la possibilité, rétrospective, de faire correspondre une relation causale hypothétique du monde à un élément structurel de la modélisation. Ainsi, d'un côté peuvent être identifiées les relations correspondant aux relations hypothétiquement causales qui unissent certaines entités du système de phénomènes, alors que, de l'autre, sont rassemblées les relations participant uniquement à la forme ou au formalisme du modèle exploité. A la première catégorie appartiennent les

²²⁶ Implicitement, nous endossons donc le dualisme épistémologique présenté dans Machamer, P., Darden, L. et Craver, C. F., 2000, qui stipule une disjonction entre les entités et les activités dans lesquelles sont impliquées ces entités.

relations de causalité ou de propension correspondant à des causes ou propensions observables (au sens de Shapere (1982), voir page 76) du système de phénomènes²²⁷. A la seconde catégorie sont rattachées les relations d'ordre strictement mathématique (liées au type de techniques employées pour solutionner un modèle mathématique), logique (liées au type de logique utilisée dans le formalisme) ou même schématique (liées au type de conventions appliqué dans le schéma). Certaines de ces relations non-causales peuvent d'ailleurs être observées entre deux entités matérielles du système de phénomènes (par exemple la co-occurrence de deux traits phénotypiques, la connectivité des entités dans le plan d'un métro, etc.).

Enfin, le quatrième et dernier plan de la relation entre la modélisation et le monde est de nature épistémique. Cette fois, il ne s'agit pas d'apprécier la modélisation en termes de degré d'adéquation avec le monde, sur un plan strictement historique, ou en regard de la correspondance des entités et relations qu'elle déploie avec des aspects du système de phénomènes, mais bien en regard de la finitude de la représentation du monde qu'elle rend possible. En effet, toutes les formes de modélisation s'appliquent à des domaines nécessairement circonscrits de la réalité. Même si un modèle possédait un très large spectre d'utilisation, et qu'il était universellement valide, il n'en demeure pas moins que chacune de ses interprétations particulières, de ses modélisations, s'articule autour d'une région limitée du monde. La question des frontières qu'établit une modélisation particulière n'a pas, à notre connaissance, été envisagée dans la littérature traitant des modèles et des modélisations. Il est vrai que tant que le caractère représentationnel des modélisations fait débat, il est difficile de s'intéresser aux limites de l'effectivité de ces représentations. Pourtant, l'appréciation de ces limites présente un intérêt scientifique et épistémologique considérable. Aussi bien pour comprendre ce qu'une modélisation particulière comporte d'hypothèses implicites, ces hypothèses nécessaires à la cohérence ou à la pertinence de la représentation sans pour autant faire partie de celle-ci, que pour établir précisément ce qu'une modélisation ne prend pas en charge, ces aspects d'un système qui,

²²⁷ Il semble qu'il y ait une correspondance causale forte entre les relations découlant de l'usage d'un modèle dit « matériel », et le système de phénomènes que cet usage permet de représenter. Par exemple, la pression exercée sur les ailes d'une maquette en soufflerie correspond partiellement à celle que subissent les ailes d'un avion en plein vol. Il y a bien une relation de causalité entre la vitesse de l'air (soufflé ou fendu) et la forme (et l'angle d'attache au fuselage) des ailes sur lesquelles s'exerce la pression.

pour tout importants qu'ils soient dans une investigation, restent indépendants de la modélisation. Ce type de considération est particulièrement important dans l'investigation d'un phénomène tel que le comportement animal. La modélisation d'un objet aussi général, abstrait et complexe que le comportement n'est certes pas une éventualité mais, pour que progresse notre connaissance de celui-ci, il importe d'apprécier rigoureusement comment les nombreuses représentations partielles que nous en établissons peuvent être reliées entre elles. Et dans l'étude du comportement animal, la possibilité d'associer, de superposer, de hiérarchiser, bref de mettre en relation diverses composantes mécaniques (motrices et cognitives), évolutives et intentionnelles repose sur la connaissance des limites de nos représentations, et plus particulièrement sur la connaissance des limites de ces représentations issues de modélisations.

Fonctions de la modélisation

La modélisation est à la fois l'élaboration d'une représentation et l'usage de cette représentation pour des fins scientifiques. L'usage d'un modèle participe à la façon dont les individus se représentent un ensemble de phénomènes plus ou moins directement observables. Bien que les modélisations relèvent du domaine des représentations collectives –elles ne sont pas privées ou intimes–, elles n'en possèdent pas pour autant un statut universel. En tant que construction intentionnelle, la représentation qui s'élabore à travers l'usage d'un modèle peut fort bien n'être partagée que par une communauté de taille relativement modeste. Il est d'ailleurs possible que cette représentation soit en concurrence avec celle qui découle d'une autre modélisation. Ainsi, la représentation qui résulte de l'usage d'un modèle constitue d'abord et avant tout une perspective sur un ensemble de phénomènes. Elle organise ces phénomènes à partir de la structure du modèle (règles et contraintes de la forme), et positionne l'investigateur par rapport à eux (indexation). Le fait de concevoir les modélisations comme autant de perspectives n'ouvre la voie à une forme de relativisme que dans la mesure où nous faisons abstraction du contexte scientifique et de l'intention de l'investigateur. A la différence, par exemple, d'une représentation de type religieux (une cosmologie peut être analogiquement assimilée à une modélisation du monde), une modélisation technique ou scientifique possède, comme nous l'avons

mentionné à la section précédente, un domaine restreint d'application. De plus, la représentation scientifique ouvre une perspective qui, pour être en partie déterminée historiquement, ne s'insère pas moins dans un continuuel processus de mise à l'épreuve, et parfois de validation empirique. C'est parce que ce type de représentation s'appuie sur une structure interne particulière, déterminée par le ou les modèles sous-jacents, qu'elle constitue un ancrage fort pour une démarche hypothético-déductive.

La représentation associée à la modélisation ne peut être considérée comme une fonction de cette dernière. Elle est plutôt constitutive de la modélisation. Pour mettre en évidence la ou les fonctions de ce mode d'investigation, il importe de nous tourner du côté des usages de ces représentations issues de modèles. En effet, le rôle d'un processus de modélisation, de l'élaboration de la représentation d'un système de phénomènes à partir d'un objet, ne se résume pas à dépeindre, ou à décrire de façon désintéressée. La représentation, puisqu'elle constitue le terme de la démarche intentionnelle d'interprétation du modèle, est en quelque sorte conditionnée. Elle est orientée par et pour un usage, pour une représentation du second ordre participant à cet usage. En nous intéressant à ces principaux usages, nous pourrions rendre compte des activités essentielles que permet une modélisation et, ainsi, des principales fonctions qu'elle réalise dans la démarche scientifique.

Le premier usage de la représentation issue d'un modèle est celle de la *monstration*. Bien que ce rôle puisse être attribué à un large éventail de représentations, notamment à celles qui découlent de classification, il convient de souligner son importance déterminante dans la science contemporaine. D'abord, une modélisation montre un ensemble construit de phénomènes ou de faits. L'emphase n'est pas ici à placer sur l'aspect construit, évident dans ce contexte, mais bien sur la possibilité d'accéder à ce qui est construit. Une modélisation, même si elle reste verbale, constitue une façon de montrer, à soi-même et aux autres, un ensemble d'entités et de relations qui ne peuvent être appréhendées autrement. En d'autres mots, l'usage du modèle permet de constituer une image, souvent visuelle, de certains aspects non-intuitifs, voire contre-intuitifs, du monde. Non seulement ces monstractions rendent-elles accessibles à la raison ce qui ne l'est pas

immédiatement mais, encore, elles y parviennent en faisant l'économie du processus de leur genèse²²⁸. C'est ainsi qu'il n'est pas plus nécessaire de maîtriser les fondements de la chimie-physique pour parvenir à balancer l'équation d'une réaction chimique, que de connaître l'échelle du schéma pour s'orienter dans un réseau de métro. Cette fonction de monstration occupe bien sûr une place déterminante dans l'enseignement des savoirs techniques et scientifiques. Elle confère une importante valeur heuristique à l'usage des modèles. Quoi que nous pensions de cette pédagogie de la monstration, en certains points opposée à celle de la démonstration, son efficacité en termes de productivité technique est indéniable. Cela demeure néanmoins une question délicate que de déterminer si ce rôle de la représentation constitue, dans toutes circonstances, un matériau favorable à l'activité créatrice du scientifique²²⁹. Afin de ne pas trop nous écarter de notre analyse, nous laissons volontairement cette interrogation en suspens.

La seconde fonction à laquelle il faut nous intéresser est déjà partiellement énoncée par celle dont nous venons de traiter. Il s'agit de la *synthèse*. En effet, non seulement une modélisation montre un système de faits ou de phénomènes mais, aussi, elle en présente ce que nous pourrions appeler un condensé. Tout usage d'un modèle lie à la représentation d'un système un ensemble délimité de connaissances plus ou moins explicites. Ces connaissances appartiennent, bien sûr, à l'ensemble de l'information d'arrière-plan indispensable à l'interprétation initiale du modèle, mais, aussi, et de façon plus diffuse, à des couches plus fondamentales d'informations. Ces dernières, bien qu'elles ne soient pas indispensables à l'élaboration d'une représentation, n'en demeurent pas moins

²²⁸ Utaker, bien qu'il ne s'attarde pas à distinguer le modèle de son usage, semble reconnaître cette fonction de monstration que permet l'usage d'un modèle. Il écrit : « [...] le modèle ne renvoie pas à une science en tant que discours (langage) ou en tant que « pensée abstraite ». Le modèle est une figuration (ni discours ni objet d'un discours : une représentation par figure au sens large). Il crée une visibilité théorique. » (Utaker, A., 2002, p. 219).

²²⁹ Bachelard, bien qu'il ne se soit pas précisément intéressé à la modélisation, nous a néanmoins servi un avertissement en ce qui concerne l'usage intuitif et automatique d'images pour appréhender des notions et phénomènes complexes en science. Selon lui, plus le résultat de la monstration se donne spontanément au scientifique, plus celui-ci encourt le risque de dériver, à son insu, hors de portée du véritable objet de son investigation. L'image menace toujours de se substituer à l'explication et de freiner la pensée scientifique (Bolduc, J.-S. et Chazal, G., 2005, p. 84, Bachelard, G., 1999 [1934], pp. 95-99, Bachelard, G., 1951, pp. 33-34). Ne laissant subsister aucune ambiguïté, il écrit : « Les intuitions sont très utiles : elles servent à être détruites. En détruisant ses images premières, la pensée scientifique découvre ses lois organiques. » (Bachelard, G., 1988 [1940], p. 139).

inhérentes à la modélisation. Ainsi, l'usage du modèle de Lotka-Volterra ne suppose, a priori, que les connaissances nécessaires pour instancier les paramètres, établir la taille initiale des effectifs de chacune des populations et, évidemment, pour résoudre le système d'équation. Néanmoins, le taux de croissance de la taille de la population de proies, par exemple, sous-entend non seulement des notions telles que les taux de reproduction et de mortalité « naturel » mais, aussi, un certain nombre d'hypothèses supplémentaires: le non chevauchement des générations, la constance du taux de reproduction, la non périodicité de la reproduction chez cette espèce, etc.

L'usage de la représentation issue d'un modèle ne constitue pas uniquement une synthèse des informations d'arrière-plan, distribuées en couches de plus en plus fondamentales (dont seulement les premières sont absolument nécessaires à une interprétation donnée) mais, aussi, une synthèse des hypothèses et des contrefactuels lui étant associés. En ce sens, la représentation ne fait pas que montrer: elle condense à la fois ce qui est effectif et possible, et peut ainsi être utilisée pour poser de nouvelles questions, pour formuler des hypothèses supplémentaires et pour apprécier la limite du domaine que circonscrit la modélisation. C'est parce qu'elle est close et finie que la représentation peut être éprouvée en regard des éléments implicites ou explicites qui la constituent, ou qu'il est envisageable de parler de son adéquation par rapport à un système de phénomènes.

Si la monstration et la synthèse sont des fonctions appartenant à toutes les modélisations –elles confèrent la possibilité d'expliquer une partie du monde, et « matérialisent » la transmission de ces explications–, il en va autrement pour la *manipulation*. Cette troisième et dernière fonction, s'inscrivant dans la continuité de celles qui précèdent, se présente sans doute comme celle qui suscite le plus d'intérêt dans la littérature philosophique sur les modèles²³⁰. Il est aisé de comprendre pourquoi il en est ainsi. En effet, la représentation issue d'un modèle ne fait pas que montrer et synthétiser des aspects d'un système de phénomènes a priori hypothétique. Elle pose aussi les conditions de sa propre manipulation, de ce qu'elle permet en termes d'instanciations des

²³⁰ Par exemple, Braillard, P.-A., 2008 (p. 93, note 8), amalgame les fonctions de monstration et de manipulation sous la dénomination de « dimension explicative de la modélisation ».

paramètres, de domaine de validité des variables qu'elle comporte. C'est la fonction de manipulation qui permet d'utiliser la ou les représentations que ce modèle génère pour explorer le monde naturel. Par exemple, la manipulation du modèle de Lotka-Volterra sert à identifier les conditions dans lesquelles deux populations impliquées dans une interaction proie-prédateur peuvent persister dans le temps. La représentation ne consiste alors pas uniquement à montrer un ensemble d'entités et de relations, non plus qu'à synthétiser les caractéristiques populationnelles de l'interaction proie-prédateur, mais aussi à envisager l'évolution temporelle des effectifs de chaque population (maintien ou disparition) en regard de certaines conditions de départ. Par manipulation, nous n'entendons pas ici le changement des données à la base de l'interprétation initiale du modèle, mais bien une modification intentionnelle de la représentation de premier ordre, ayant pour objectif de produire une représentation de second ordre. Dans le cas d'une modélisation « mathématique », il s'agit non seulement de résoudre une équation ou un système d'équations, mais aussi d'apprécier ce que les solutions mises en évidence livrent comme informations à propos d'un système de phénomènes. Dans une modélisation « matérielle », une maquette par exemple, la manipulation engagée touche directement la matière. L'investigateur fait subir à l'objet servant à la représentation une opération qui engendre une nouvelle représentation, de second ordre celle-là. Pour le concevoir plus aisément, il suffit de retourner à notre exemple de l'usage d'une maquette d'avion. C'est une chose que d'avoir à sa disposition un objet qui permet de montrer la forme des ailes et l'angle selon lequel ces ailes sont attachées au fuselage d'un avion. C'en est une autre d'utiliser cette représentation dans une soufflerie afin d'établir les propriétés de la maquette, et de composer une représentation concernant, par exemple, certaines caractéristiques déterminantes de l'aérodynamisme des ailes d'un avion.

Au terme de notre examen de ce mode d'investigation, nous ne pouvons certes pas prétendre avoir épuisé toutes les pistes de réflexion concernant la modélisation. Néanmoins, les caractéristiques que nous avons soulignées, notamment à l'aide de la distinction du modèle et de ses usages, contribueront à éclairer notre analyse de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale. Dans la suite de notre travail, nous aurons plusieurs occasions de mettre à profit ce long détour épistémologique que nous venons de

compléter. Déjà, dans l'examen des cas d'étude que nous entamons au chapitre suivant, il s'avèrera fondamental.

Chapitre IV

Etudes de cas

4.1 Introduction

La notion de comportement animal, avons-nous fait l'hypothèse, peut être éclairée par une comparaison de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale. A la lumière de l'histoire complexe qui lie les deux disciplines, il nous est apparu que, pour être utile et pertinente, toute comparaison devait non seulement être effectuée selon un registre explicité par avance mais, encore, être entreprise sur des ensembles d'éléments judicieusement circonscrits. Parce que les inférences tirées d'une comparaison demeurent sensibles aux biais de la démarche elle-même, aussi bien à la simplification qu'à la déformation des ensembles comparés, il importe de procéder avec méthode. Dans le chapitre précédent, nous nous sommes efforcés de développer un outil épistémologique susceptible de servir de registre à la comparaison. Celui-ci, en décrivant le fonctionnement des modes d'investigation au sein de la pratique scientifique, nous permet d'aborder l'une et l'autre discipline en regard d'un cadre épistémologique commun. C'est là l'une des conditions méthodologiques indispensables à l'exercice de comparaison. Une fois décrit le cadre permettant d'analyser des démarches d'investigation indépendantes, il nous faut encore introduire des cas d'étude propres à l'éthologie classique et à l'écologie comportementale. Ces cas d'étude, de véritables instanciations des ensembles destinés à être comparés, établiront la base factuelle sur laquelle peut s'appuyer notre comparaison.

En procédant à la comparaison des disciplines à travers des exemples particuliers de travaux, nous nous gardons de deux écueils singuliers: la spéculation et un subjectivisme fort. D'abord, nous nous épargnons la nécessité de produire une description a priori des disciplines destinées à être comparées. A supposer que de telles descriptions soient possibles, leur caractère abstrait rendrait la frontière entre observations épistémologiques et spéculations difficile à identifier. En laissant les cas d'étude définir les deux termes devant être comparés, nous minimisons l'impact de nos propres connaissances d'arrière-plan, de nos préjugés, sur les résultats de la démarche de comparaison. Certes, il importe de ne pas entretenir d'illusion quant à la prétendue objectivité de cette approche. Les cas d'étude que nous présentons dans ce chapitre n'ont pas été choisis par hasard et, de fait, ils reflètent bien certaines de nos préconceptions concernant la nature de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale. Néanmoins, en nous intéressant à des investigations conduites dans les plages de temps appropriées –entre 1936 et 1957 pour l'éthologie classique, et à partir de 1978 pour l'écologie comportementale–, nous désamorçons en partie l'influence de notre propre subjectivité sur le choix des cas d'étude. Le bénéfice de cette approche est d'autant plus important que la chronologie que nous utilisons a été élaborée selon des critères qui n'ont rien à voir avec des investigations particulières. Ceci écrit, il est vrai que le fait qu'un cas d'étude appartienne à la plage de temps appropriée ne constitue pas un motif suffisant pour lui attribuer un caractère proprement éthologique (ou écologique). Au mieux, l'appartenance à une plage particulière de temps permet-elle d'exclure certains travaux participant à la biologie du comportement. Le choix de cas d'étude repose, en définitive, sur une décision dont nous ne pouvons que limiter les conséquences.

Il va de soi que notre tentative visant à légitimer le choix des cas d'étude adoptés pour soutenir la comparaison de l'éthologie et de l'écologie comportementale n'apporte aucune justification à notre approche comparative elle-même. La comparaison des deux disciplines aurait peut-être pu se déployer en fonction d'un autre appareil épistémologique. Pouvions-nous procéder sans mettre en place notre propre outil (les modes d'investigation) et sans avoir recours à des exemples particuliers, nécessairement en nombre limité ? La question vaut la peine d'être formulée. Le cadre le plus consensuel de la

philosophie des sciences des dernières décennies, l'approche sémantique des théories, n'aurait-il pas été en mesure de contribuer utilement à éclairer certaines distinctions fondamentales entre l'éthologie et l'écologie comportementale ? Nous ne le croyons pas, et deux motifs principaux peuvent être avancés pour étayer notre rejet explicite.

D'abord, comme nous l'avons présenté dans notre description des modes d'investigation, la conception sémantique repose sur une forme ou l'autre de l'articulation entre les notions de théorie et de modèle. La seule notion de théorie pose déjà certaines difficultés à la transposition de l'approche sémantique au domaine biologique. Nous avons vu, en discutant l'approche hackingsienne (voir pp. 89-92), que la notion de théorie (ou de conjecture) ne pouvait être retenue que selon une conception faible, admettant à la fois les emboîtements et la réticulation de propositions dites théoriques, et renonçant, dans une large mesure, à l'axiomatisation de celles-ci. Cela ne signifie en rien que la relation de la connaissance d'arrière-plan au modèle et à la modélisation puisse être remise en cause d'une façon ou d'une autre. Simplement, cela souligne qu'un cadre formel, même de nature sémantique, demeure trop rigide pour rendre compte de l'investigation dans les sciences biologiques. Si, dans le cas particulier de l'évolution par sélection naturelle, il semble possible de faire correspondre un ensemble de théories subalternes/modélisations (nous avons vu que la distinction peut s'avérer ambiguë) en direction d'un noyau théorique fort, cela n'est évidemment pas le cas pour nombre d'autres champs biologiques d'investigation. Dans les travaux portant sur des mécanismes biomoléculaires – nous pouvons songer aux mécanismes de régulation du cycle cellulaire, de l'ontogénèse des organismes ou de l'immunité –, il est malaisé d'identifier de tels noyaux théoriques. Il semble plus approprié de parler d'une forme de cohérence théorique pour désigner l'intégration des connaissances d'un domaine particulier, plutôt que de tenter de développer une conception suffisamment souple de la notion de théorie. D'ailleurs, les explications intermédiaires (*middle-out*) peuvent présenter un caractère heuristique important, sans pour autant pouvoir être assimilées à des théories ou à des lois²³¹.

²³¹ Par exemple, Denis Noble conçoit sa simulation du cœur (qui intègre des données cellulaires et des données sur la géométrie de l'organe) comme étant une stratégie intermédiaire entre une approche de bas en haut, et une approche de haut en bas (Noble, D., 2002, p. 1680).

Ensuite, même si nous endossions la métaphysique particulière de l'une ou l'autre des conceptions sémantiques (la réalité d'entités appelées théories, l'articulation de ces entités avec le monde par l'intermédiaire des modèles, etc.), une difficulté majeure se poserait encore à nous. En effet, dans l'éthologie comme dans l'écologie comportementale, quels sont les théories, ou les noyaux théoriques, qui pourraient se prêter à la comparaison ? Corrélativement, quels seraient les modèles découlant de ces théories ? L'écologie comportementale, et son usage massif de modèles essentiellement mathématiques, permet d'explicitier encore la difficulté de fonder notre comparaison sur une conception sémantique des théories. Non seulement semble-t-il problématique d'identifier les corps théoriques susceptibles d'avoir généré les modèles utilisés dans cette discipline mais, encore, apparaît-il impossible d'établir des parallèles entre ces modèles et ceux de l'éthologie. La cause de cette difficulté s'avère très simple: l'éthologie a fait un usage restreint de ce type d'objet scientifique. En conséquence, une comparaison des deux disciplines sur la base d'une conception sémantique des théories s'avèrerait de portée limitée, et constituerait un outil des plus pauvres pour avancer dans notre traitement de la notion de comportement animal. Ainsi, au-delà de notre positionnement philosophique personnel, il semble que le matériau même de notre investigation ne se prête pas à l'adoption d'une conception sémantique.

Ceci ne signifie aucunement que l'usage de cas d'étude représente un dernier recours, ou l'option par défaut devant la probable faillite d'un cadre strictement sémantique. Plutôt que de tenter de saisir l'essence de chacune des disciplines par un cadre rigide, ou en multipliant les cas d'étude, nous avons opté pour une approche plus libérale. En effet, dans le reste de ce chapitre, nous allons non seulement nous intéresser à un nombre limité de travaux, mais aussi envisager ces démarches en regard des rapports qu'elles entretiennent avec la structure actuelle de l'écologie comportementale. Il importe de le mentionner explicitement, notre analyse de cas d'étude n'a pas comme objectif d'établir une description exhaustive de la discipline contemporaine. C'est précisément parce que la formulation d'une telle description présente d'importantes difficultés que nous avons dès le départ opté pour une approche comparative ! Il n'est donc pas ici question de court-circuiter la marche de notre réflexion. Cependant, en tant qu'ils représentent des instances d'investigation, particulières et historiquement déterminées, ces cas d'étude

peuvent être positionnés par rapport aux orientations contemporaines de l'écologie comportementale. Ainsi, en appréhendant la structure de cette discipline à travers des cas d'étude, nous nous donnons un moyen supplémentaire, plus fin, pour faire ressortir le caractère continu de sa constitution à partir de l'éthologie classique. Davantage qu'une simple énumération d'exemples classiques, notre présentation doit donc s'intéresser à leur caractère paradigmatique, aussi bien qu'à la survivance, sous une forme ou l'autre, dans la pratique actuelle. En d'autres mots, notre traitement doit non seulement insérer les exemples évoqués dans une typologie, mais aussi introduire ces types dans une topologie qui laisse entrevoir la forme actuelle de l'écologie comportementale.

La justification de notre option méthodologique présentée, il importe de nous intéresser de plus près à ce que nous développons dans le reste du chapitre: les cas d'étude servant à instruire notre comparaison. A travers l'examen de six entreprises d'investigation, trois pour l'éthologie, deux pour l'écologie comportementale et un dernier au statut ambigu (le quatrième), il s'agit de relever comment interviennent les modes d'investigation dans la pratique de l'éthologie classique et dans celle de l'écologie comportementale. Evidemment, et nous l'avons déjà mentionné, les cas sélectionnés n'illustrent qu'une fraction de la diversité des lignes d'investigation pouvant être répertoriées dans l'une ou l'autre de ces disciplines. Quatre des cas analysés, ceux de Von Frisch, Tinbergen, Lorenz et Parker, sont des exemples de travaux originaux qui ont durablement influencé la biologie du comportement animal. Ensuite, le travail de Marian et Richard Dawkins sur les séquences de mouvements permet d'aborder un thème d'investigation qui a été important, notamment pendant la période de transition de l'éthologie classique à l'écologie comportementale, mais qui est aujourd'hui délaissé. Finalement, l'étude de la manipulation parasitaire s'inscrit dans une thématique de recherche contemporaine, toujours pertinente à l'heure actuelle. Par ailleurs, afin de mettre en évidence les aspects essentiels de ces six cas, et tout en étant conscient de la monotonie qui s'invite aisément dans une démarche énumérative, l'analyse qui suit est orientée selon cinq préoccupations principales. D'abord, et pour chacun des exemples, nous décrirons succinctement en quoi consiste le cas traité. Ensuite, nous mettrons en évidence la place du ou des modes d'investigation utilisés. De façon corrélée à l'analyse du rôle des modes d'investigation, nous nous efforcerons d'explicitier l'usage et la

fonction de la modélisation produite par la démarche. Pour les cas où aucun modèle ne prend explicitement part à la démarche, nous nous intéresserons à l'usage et à la fonction de la représentation engendrée. Cette étape nous confèrera la possibilité de souligner le type d'investigation que le cas d'étude met en évidence et, cinquièmement, de cerner la place de ce type dans la pratique de l'écologie comportementale.

4.2 Cas 1: L'étude de la danse des abeilles par Karl von Frisch

Co-récipiendaire du Nobel de Physiologie ou de Médecine avec Lorenz et Tinbergen en 1973, Karl von Frisch (1886-1982) s'est illustré par ses travaux pionniers sur le comportement des abeilles, publiés entre 1914 et 1964²³². Son ouvrage de synthèse, *The Dance Language and Orientation of Bees* (1967), constitue un point de départ opportun pour dresser un premier portrait de l'investigation du comportement dans l'éthologie classique. Nous établissons notre cas d'étude essentiellement à partir du chapitre V de cet ouvrage, « Dependence of the Dances on the Profitability of Foraging Activity »²³³. Dans ce texte, et après avoir montré que le patron de danse des abeilles est, pour l'essentiel, déterminé par la distance et la direction de la source de nourriture, Von Frisch s'intéresse aux autres facteurs régulant la relation entre la demande de la ruche et la réserve de nourriture disponible²³⁴. Ces facteurs sont évalués et mesurés en fonction de la simple présence, de la vigueur et de la persistance de la danse²³⁵. L'objectif de ces séries d'expérimentation, lesquelles permettent au final de distinguer l'effet de treize types de facteurs, consiste à élucider l'influence de certains déterminants environnementaux sur la communication entre les ouvrières. Von Frisch ne discute pas de l'éventuel caractère adaptatif de cette série de comportement, et à peine l'entrevoit-il selon une perspective phylogénétique dans un très bref chapitre²³⁶.

²³² von Frisch, K., 1967, pp. 534-536.

²³³ Ibid., pp. 236-256.

²³⁴ Ibid., p. 236.

²³⁵ Et ce, qu'il s'agisse de la danse en rond (round dance), indiquant que la source de nectar est proche, ou de la danse frétilante (tail-wagging dance), lorsque la source de nectar est éloignée.

²³⁶ von Frisch, K., 1967, p. 321-328.

Comme en témoigne *The Dance Language*, émaillé de détails concernant les dates où ont été effectués les travaux, l'expérimentation occupe la place centrale dans les investigations de Von Frisch. Pour un lecteur contemporain, la forme anecdotique de son écriture n'obscurcit en rien le caractère standard de l'approche qu'il utilise. Pour l'essentiel, Von Frisch prend en considération certaines danses « communes » des abeilles et tente d'en comprendre les déterminants principaux. Pour ce faire, il s'en remet essentiellement à la comparaison de phénomènes qu'il observe directement. Par exemple, afin d'élucider l'influence de l'heure du jour sur l'activité des abeilles, il lui suffit d'effectuer ces observations à différentes heures de la journée²³⁷. En revanche, pour être en mesure de comprendre l'influence de certains autres facteurs environnementaux sur le comportement des hyménoptères, Von Frisch doit procéder à la manipulation de plusieurs paramètres du phénomène. Ainsi, pour étudier l'influence de la sucrosité, de la pureté ou de la viscosité d'une solution de sucre, il n'est pas possible pour l'éthologue de se satisfaire des seules variations qu'offre l'environnement²³⁸. En regard des hypothèses qu'il désire tester, les variations requises pour l'investigation sont, dans l'environnement, à la fois imprévisibles et par trop intriquées avec d'autres aspects du phénomène. Afin de limiter l'impact de facteurs extérieurs, non pertinents pour les hypothèses à tester, l'éthologue doit concevoir des moyens de manipuler le système de phénomènes naturel afin de pouvoir en isoler, causalement, les caractéristiques principales. Pour comprendre l'effet de la sucrosité d'une source de nourriture sur l'exécution de la danse d'une ouvrière, il importe non seulement d'utiliser des solutions de sucrose de concentrations différentes mais, encore, d'évaluer l'impact de la présence d'un « contaminant », dans ce cas-ci du sel de table²³⁹. Il apparaît alors que la danse de l'ouvrière ne se résume pas seulement à l'expression du degré de sucrosité d'une source de nourriture.

A aucun moment de la réalisation de cette série d'expérimentation Von Frisch ne fait explicitement l'usage d'un modèle. Pourtant, et c'est ce que met en évidence

²³⁷ Ibid., p. 244.

²³⁸ Ibid., pp. 236, 238-239

²³⁹ Ibid., p. 238.

l'ensemble des travaux qu'il réalise sur les abeilles, il semble inexact d'écarter le rôle fondamental de la modélisation dans son investigation. Simplement, l'objet à partir duquel le système de phénomènes est modélisé, et en fonction duquel des séries d'expérimentations ont pu être envisagées et réalisées, n'a pas reçu de formalisation ni même d'expression écrite. En fait, l'hypothèse d'une communication entre les ouvrières, par l'intermédiaire de signaux olfactifs, auditifs et surtout visuels, est demeurée un modèle de forme verbale. Dans le chapitre V de *The Dance Language*, le modèle incorpore l'hypothèse supplémentaire que l'ensemble des signaux visuels, regroupés sous l'appellation de danses, permet aux abeilles de se communiquer un certain nombre d'informations sur la qualité des sources de nourriture. Pour comprendre la place centrale du modèle verbal dans l'investigation, il importe de saisir la complexité des représentations qu'il rend possible. D'abord, la transmission d'informations repose sur l'existence de plusieurs danses différentes qui, chacune, intervient dans un nombre limité de circonstances. De plus, ces danses ne sont pas strictement appréciées de façon discrète (les abeilles dansent ou ne dansent pas dans certains contextes) mais, aussi, comme des variables susceptibles de plusieurs valeurs différentes. Les danses sont effectuées avec des degrés de vivacité qui correspondent à des paramètres environnementaux²⁴⁰.

Dans le modèle verbal de la communication chez les abeilles, la notion de « danse » joue un rôle essentiel. Ainsi, en regard de certains de leurs états, ou de certains aspects de l'environnement de la colonie, les abeilles exécutent des mouvements stéréotypés qui sont perçus par les congénères et, surtout, qui engendrent certaines actions de leur part. Le modèle de Von Frisch est donc très simple, et consiste en quatre relations principales:

- 1° un individu détecte une caractéristique de l'environnement (ou son propre état dans certaines circonstances) ;
- 2° il exécute des mouvements (une danse) qui sont corrélés à cette information ;

²⁴⁰ Von Frisch considère la vivacité (appréciée par sa durée chez un individu) ainsi que la persistance (appréciée par le nombre de répétitions chez un individu) de cette danse (Ibid., p. 241).

3° un ou plusieurs autres individus perçoivent ces mouvements ;

4° le ou les individus effectuent une réponse qui est corrélée à la perception des mouvements du premier individu.

Il est aussi possible d'élaborer une version schématique graphique de ce modèle verbal, comme l'illustre la figure 2²⁴¹.

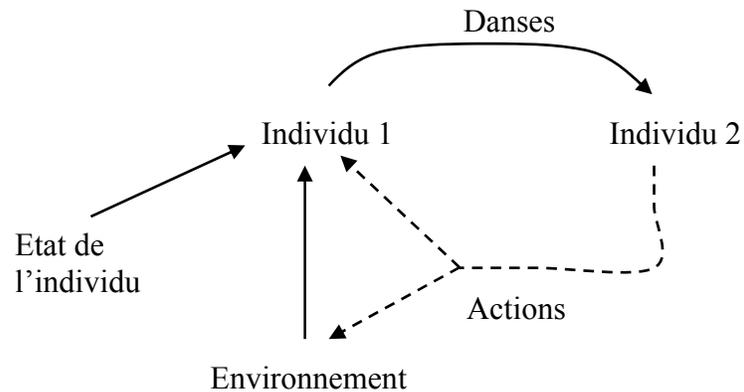


Figure 2 : Représentation schématique du modèle verbal de la communication des abeilles.

Comme pour la construction de tout modèle, il va de soi que celui de la communication entre ouvrières repose sur une représentation initiale originale. C'est en effet une collection d'observations de phénomènes particuliers qui permet d'envisager que les abeilles communiquent effectivement entre elles. En ce sens, l'initiation de la démarche de Von Frisch participe d'une perspective commune aux amateurs d'histoire naturelle de la fin du 19^e et du début du 20^e. Pour autant, et c'est ce qui importe pour l'appréciation de la place d'un modèle verbal dans cette démarche d'investigation, la seule collection de phénomènes particuliers, et l'élaboration d'inférences à partir de celle-ci, sont en quelque sorte dépassées par une forme d'abstraction. En effet, la compilation des observations ne permet pas de saisir pleinement le travail de Von Frisch puisque, une fois le modèle verbal

²⁴¹ Ce diagramme, de même que ceux qui suivent, constitue une représentation du modèle verbal et implicite développé par Von Frisch. Ici, la difficulté à rendre compte du système de phénomènes ciblé à l'aide d'une illustration statique est manifeste. Comme le remarque justement Darden, dans ce type de schéma, les flèches et les traits représentent parfois des activités, le simple mouvement ou le passage du temps (Darden, L., 2007, pp. 145-146).

établi, certaines classes d'observations supplémentaires peuvent être intégrées à une compréhension de la communication des abeilles, et ainsi fonder de nouvelles modélisations/représentations du système de phénomènes. Dès que certains mouvements stéréotypés des individus sont associés à l'approvisionnement en nourriture et aux actions des congénères, qu'ils sont assimilés à un mode de communication en quelque sorte, il devient possible de concevoir d'autres associations de même nature. Ainsi, à partir de la découverte de cette structure de relations entre des individus de la ruche, il devient envisageable de s'intéresser à son importance et à son étendue dans d'autres aspects de la vie de ces organismes. C'est à l'aide de son modèle verbal que Von Frisch en vient à établir que des types différents de danse transmettent des informations de nature différente aux congénères²⁴². Au moyen de descriptions minutieuses du comportement individuel des abeilles, il peut alors abstraire certaines séquences stéréotypées, et les associer à des événements de la vie de l'individu (besoin d'être toiletté en des endroits inaccessibles) ou de la colonie (découverte d'une source de nourriture proche ou lointaine, signal de départ d'un essaim pour un nouveau site de colonisation)²⁴³. L'éthologue réalise ainsi diverses modélisations en interprétant son modèle à l'aide des séries de données concernant des séquences de mouvements stéréotypées et la coordination des individus.

Comme pour toutes modélisations, celles que permet le modèle de la danse des abeilles ne sont pas en tous points adéquates à ce qui est observé. Si les mouvements corporels répétitifs des individus semblent répondre à un besoin de partage d'information au sein de la colonie, et si certaines de ces séquences de mouvements sont effectivement corrélées à des actions ayant nécessité un partage d'information, il n'en demeure pas moins que d'autres mouvements, parfois même des séquences stéréotypées, restent inexplicables. En d'autres mots, certains aspects du système de phénomènes naturel, des mouvements ou séquences de mouvements, résistent à toute interprétation selon les termes du modèle. Il peut s'agir aussi bien d'une difficulté strictement empirique (les mouvements des abeilles

²⁴² Dans *The Dance Language*, l'éthologue consacre un chapitre entier à chacune des deux principales formes de danse, « la danse en rond » (chapitre III) et « la danse du remuement de queue » (chapitre IV). Il en consacre un troisième aux autres formes de danse (chapitre VIII), dont la signification est soit moins pertinente pour l'approvisionnement, soit simplement moins bien comprise.

²⁴³ von Frisch, K., 1967, pp. 278-284.

n'ont pas été soumis aux manipulations expérimentales appropriées) que d'un défaut du modèle (le modèle ne permet que l'interprétation des séquences stéréotypées corrélées à une forme de transmission d'information). Ce modèle, pour l'essentiel, repose sur l'assignation d'une fonction à un phénomène suffisamment explicite pour être extrait, par abstraction, de l'ensemble du système. D'ailleurs, Von Frisch ne prétend aucunement avoir élucidé les motifs de tous les mouvements de l'abeille, mais seulement certains parmi les plus stéréotypés. Il admet volontiers que la signification précise de certains mouvements échappe toujours aux investigateurs²⁴⁴. La danse des abeilles, comme représentation d'un mode de coordination des individus et de la colonie, reste une simplification qualitative de la réalité. Il est intéressant de souligner que, dans ce premier cas d'étude, les entités de la modélisation (les deux individus, les séquences de mouvement, les états qui engendrent ces séquences) possèdent toutes, sans exception, une matérialité bien définie. Aussi, les relations qui prennent place entre ces entités matérialisées sont toutes de nature causales. Plus tard, il faudra nous efforcer d'établir s'il existe une relation de nécessité entre le caractère matériel des entités interprétées et le caractère causal de leurs relations. Dans l'immédiat, il semble que la réunion de ces deux caractères contribue à délimiter très précisément le domaine d'application de l'usage du modèle. Il n'est d'ailleurs pas exclu qu'il puisse servir à décrire la communication chez d'autres espèces, moyennant certaines modifications de sa structure.

La représentation générale qui découle des modélisations de Von Frisch accomplit essentiellement les fonctions de monstration et de synthèse. Elle expose en quoi consiste le mode de communication des abeilles, tout en permettant que soient condensées les différentes relations entre l'état d'un individu (conséquence de facteurs internes ou externes), son comportement et le comportement d'un ou plusieurs autres individus. Plus précisément, elle permet d'associer causalement des séries connues et répétées d'actions des abeilles à certains événements particuliers. La modélisation de Von Frisch peut bien sûr être perfectionnée, inclure, par exemple, des formes de danse plus subtiles ou plus complexes ayant échappé aux investigateurs précédents. Néanmoins, elle ne peut être

²⁴⁴ C'est le cas, notamment, de la danse tremblante au moment où Von Frisch rédige son ouvrage (Ibid., p. 282-283).

manipulée que dans une mesure très limitée. La danse, conçue comme collection de relations entre des états, de séquences de mouvements stéréotypés et des actions leur étant corrélées, ne permet pas de concevoir, d'imaginer, des phénomènes qui ne sont pas déjà décrits et interprétés dans les usages du modèle. Certes, il est possible d'anticiper certains phénomènes (l'action d'un individu par exemple) en disposant de la description des autres entités du modèle (états et danse effectuée), mais il s'agit d'une forme minimale de manipulation, plus proche de la déduction que de la véritable prédiction²⁴⁵.

Sur le plan typologique, ce cas d'étude demeure sans doute parmi les plus simples dans l'investigation du comportement animal. Il consiste à observer un système de phénomènes, et à décrire certains des mécanismes causaux qui lui confèrent une partie de son intégrité. L'investigation se déroule sur un plan horizontal, c'est-à-dire qu'elle n'intègre pas des phénomènes de niveaux ou de types différents (mécanismes biochimiques ou populationnels et pressions de sélection, à titre d'exemples). Le seul élément externe qu'adjoint Von Frisch aux phénomènes qu'il observe est l'hypothèse d'une fonction proximale: la communication entre les individus ou, de manière plus neutre, la coordination des individus d'une colonie. Ce type d'approche du comportement animal, que nous pouvons désigner par l'expression *approche phénotypique mécaniste*, se présente comme un raffinement expérimental de la démarche naturaliste qui le précède. Comparativement à la démarche naturaliste, qui explique l'ensemble de ses observations à l'aide d'inférences dépassant souvent la seule interprétation des résultats expérimentaux²⁴⁶, l'approche phénotypique mécaniste cible un nombre beaucoup plus limité de phénomènes, et fonde ses explications sur une analyse discursive de ces derniers. Il est donc évident que ce type d'approche a joué un rôle fondamental dans la constitution de l'écologie comportementale.

²⁴⁵ Haldane et Spurway, dans leur réexamen des données de Von Frisch, considèrent que la déduction d'un tel enchaînement causal relève de la prédiction plutôt que de la description. Ainsi, ils considèrent que la danse particulière effectuée par une abeille *prédit* son vol vers la source de nourriture (Haldane, J. B. S. et Spurway, H., 1954, pp. 264-266).

²⁴⁶ Quoiqu'il ait été méthodique et minutieux dans ses observations, répétant les mêmes expérimentations à plusieurs reprises, Fabre illustre bien cette tendance à vouloir interpréter l'ensemble des phénomènes observés. Tout au long de ses *Souvenirs entomologiques*, les descriptions, les inférences (souvent à caractère anthropomorphiques) et les explications à caractère scientifique sont intriquées en un tout compact. Son chapitre intitulé « Le sphex à ailes jaunes » l'illustre de façon concise (Fabre, J.-H., 1879, pp. 81-92).

En fait, il ouvrira la voie à des approches phénotypiques plus élaborées, parce que fondées sur des hypothèses supplémentaires. C'est ce que nous montre le cas d'étude suivant.

4.3 Cas 2: L'étude de l'enlèvement des fragments de coquilles d'œuf par Nikolaas Tinbergen

Dans une série de papiers, Tinbergen et son équipe présentent leurs travaux sur la capacité de la mouette rieuse (*Larus ridibundus*) à distinguer ses œufs de simples coquilles vides ou d'objets étrangers²⁴⁷. Bien que le début de ces travaux apparaisse quelque peu fortuit, assez rapidement, l'objectif de l'équipe se précise et devient double : élucider les mécanismes contrôlant le comportement d'enlèvement des coquilles vides, et comprendre la fonction évolutive de ce comportement²⁴⁸. La méthode utilisée est relativement rudimentaire et consiste, pour l'essentiel, à exposer des individus à différents objets (leurs propres œufs, des œufs peints de la même espèce, des coquilles vides, ou des objets présentant une cavité) pour ensuite comparer les différentes réactions observées²⁴⁹. Comme pour les travaux de Von Frisch, il s'agit bien là d'une approche phénotypique mécaniste. Cependant, à elle seule, cette série d'expériences n'est pas suffisante pour apprécier la fonction anti-prédation dont Tinbergen fait l'hypothèse. Pour attester du caractère adaptatif de ce comportement, il est impératif de le mettre à l'épreuve de situations de prédation. C'est le type d'expérimentations que l'équipe a au préalable entrepris, comparant la vulnérabilité d'œufs ayant subi différents traitements (camouflage naturel, camouflage artificiel, peints en blanc, accompagnés de fragments de coquille, accompagnés de divers objets, etc.) à la prédation par la corneille noire (*Corvus corone*) et par le goéland argenté (*Larus argentatus*)²⁵⁰. Les expérimentations montrent que la présence de fragments de coquille augmente effectivement la prédation des œufs.

²⁴⁷ Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., *et al.*, 1962, Tinbergen, N., Kruuk, H. et Paillette, M., 1962a, et Tinbergen, N., Kruuk, H., *et al.*, 1962b.

²⁴⁸ Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., *et al.*, 1962, p. 75.

²⁴⁹ Expériences 8 à 22, *Ibid.*, pp. 89-105.

²⁵⁰ Expériences 1 à 7, *Ibid.*, pp. 77-89.

Cette démonstration est complémentaire à celle qui établit que l'oiseau reconnaît, avec un certain succès, ses propres œufs. Plus précisément, l'effet anti-prédation du comportement d'enlèvement et les mécanismes de détection des fragments de coquille peuvent être intégrés en une seule explication de type adaptationniste. La mouette rieuse détecte et enlève les fragments de coquille parce que cela contribue à la survie de sa progéniture. Pour confirmer qu'il y a bien adaptation, Tinbergen montre que la séquence d'actions est dirigée (que l'oiseau enlève certains objets et en laisse d'autres) et qu'elle diminue le nombre d'œufs prélevés par les prédateurs. C'est ainsi que, selon un schème qui devient omniprésent dans les études ultérieures du comportement animal, et plus particulièrement en écologie comportementale, entrent en jeu des considérations évolutives jusque-là négligées dans l'étude du comportement animal. L'approche phénotypique mécaniste ouvre la voie à une approche phénotypique adaptationniste, où les phénomènes sont investigués à l'aide de l'hypothèse de la sélection naturelle.

Contrairement à ce qui est observé dans le cas d'étude précédent, les travaux de Tinbergen sur l'enlèvement des fragments de coquille par la mouette rieuse ne sont concomitants d'une forme de modélisation que dans un sens restreint et particulier. L'indice qui permet d'entrevoir l'usage implicite d'une modélisation est le fait que la représentation du comportement d'intérêt admet davantage que les résultats indépendants des deux séries d'expérimentations réalisées. Articulées comme elles le sont dans les travaux de Tinbergen, ces deux séries permettent d'identifier une adaptation. C'est du côté de cette opération singulière, et non pas de celui d'un éventuel réusage d'une méthodologie pionnière, qu'il est possible d'inférer une modélisation.

Comme nous en avons discuté au chapitre précédent, toutes les modélisations ne se donnent pas avec la même originalité. La plupart d'entre elles sont même des ré-usages de modèles élaborés antérieurement, soit à travers un changement dans l'interprétation de certaines des entités originales (transposition), soit à travers la modification, plus fondamentale, de certaines des relations entre ces entités (remodélisation, au sens propre). C'est notamment parce que ces ré-usages contribuent à la recherche que nous avons insisté sur l'importance de considérer la modélisation comme étant un mode d'investigation à part

entière, et non l'expression plus ou moins simplifiée d'une théorie. Ainsi, si un modèle se trouve implicitement à la base de la démarche de Tinbergen, celui-ci peut fort bien ne pas être original, tout en possédant la valeur heuristique nécessaire pour fonder une investigation inédite. Reprenons l'explication du comportement étudié sous une forme verbale et simplifiée :

« La mouette rieuse retire les fragments de coquille de son nid, ou d'un certain périmètre autour de celui-ci, parce que ceux-ci, trop visibles, attirent l'attention de certains prédateurs, et augmente le risque de prédation des œufs ou de la progéniture. »

Dans cette description, il est assumé que le comportement d'enlèvement des fragments de coquille chez la mouette rieuse n'est pas sans motif, qu'il ne s'agit pas que d'un caprice de la nature. Plus précisément, cette description fait l'hypothèse que le comportement de l'oiseau permet une plus grande survie de la progéniture, qu'il s'agit d'une fonction adaptative, du résultat d'un processus de sélection naturelle. En fait, le modèle sous-jacent que Tinbergen utilise, après l'avoir interprété selon les termes du système de phénomènes qui l'intéresse, est celui de l'adaptationnisme. La meilleure façon de nous intéresser à la place qu'occupe ce modèle dans le présent cas d'étude est de considérer le rapport de la modélisation de Tinbergen avec le système de phénomènes observé.

Le premier élément de ce rapport, l'adéquation de la modélisation avec le système de phénomènes, pose la question de la possibilité d'attester empiriquement du résultat d'un processus de sélection naturelle. En effet, s'il est possible de considérer le développement de l'individu et la succession des générations comme effectivement observables dans la nature, il en va autrement pour les entités que sont les adaptations et les pressions de sélection. Puisqu'une adaptation est par définition le produit d'un processus passé, elle ne peut être appréhendée que de façon indirecte, soit à travers une approche comparative, soit à l'aide d'hypothèses contrefactuelles concernant la forme actuelle du

trait²⁵¹. Tinbergen élabore sa représentation du comportement de la mouette rieuse, et dirige ses deux séries d'expérimentations, en regard de cette dernière option. Il postule une fonction adaptative au comportement, pour ensuite manipuler certains paramètres des pressions de sélection (la détection des fragments et la prédation) qui auraient contribué à sa mise en place. Dans une section ultérieure, nous verrons que la notion de pression de sélection est également utilisée dans les travaux sur les phénomènes d'évolution en cours.

Aspect intéressant de ce type de modélisation de la sélection naturelle, et bien que son adéquation à un système naturel soit parfois moins évidente qu'il n'y paraît comme en témoigne le débat sur l'adaptationnisme²⁵², le statut ontologique des entités qu'il comporte s'avère aisé à établir. D'abord, rappelons un point essentiel mentionné au chapitre précédent : une modélisation doit être considérée indépendamment de la vérification empirique qu'elle permet éventuellement. Ainsi, qu'une interprétation (générale ou plus particulière) du modèle de la sélection naturelle constitue une hypothèse de travail, un fait effectivement observé dans la nature ou une erreur grossière, n'a ici aucune importance. Les pressions de sélections, comme les traits adaptatifs, correspondent bien à des entités matérielles, pouvant être individuées plus ou moins précisément selon l'état des connaissances du système. Par exemple, Tinbergen étudie le comportement d'enlèvement des fragments de coquille (l'adaptation) et la prédation de la progéniture (la pression de sélection). Si quelque chose constitue une pression de sélection ou un trait adaptatif, il peut nécessairement être inscrit dans la matière.

Parallèlement à la question de la correspondance des entités de la modélisation avec le système de phénomènes, se pose celle de l'éventuelle correspondance entre les relations impliquées par la modélisation et les relations effectives dans le système naturel. Dans une modélisation verbale de l'adaptationnisme, la pression de sélection est ce qui a causé le caractère adaptatif d'un trait. Ainsi, c'est la prédation des œufs de la mouette

²⁵¹ A la section 7.5, nous verrons que les travaux sur l'enlèvement des fragments de coquille ont sollicité les deux perspectives.

²⁵² Ce débat, lancé voilà près de trente ans (Gould, S. J. et Lewontin, R. C., 1979), demeure d'une importance épistémologique considérable. Pour un aperçu de son actualité et des divers arguments ou compromis qui ont été avancés depuis, consulter (Resnik, D. B., 1996, Godfrey-Smith, P., 1999, Pigliucci, M. et Kaplan, J., 2000, Sansom, R., 2003 et Barker, G., 2008).

rieuse qui a contribué, dans le passé, à la mise en place du comportement d'enlèvement des fragments de coquilles. La modélisation décrit une relation causale entre la pression de sélection et l'adaptation. En revanche, dans le système de phénomènes naturels, le comportement et la prédation ne sont pas liés par une relation causale puisque la prédation n'est pas effective. Considérant qu'il est inapproprié d'établir une relation causale entre un terme observé (l'enlèvement) et un terme qui ne peut être observé que de façon expérimentale (la prédation), il semble judicieux de considérer que les deux termes sont simplement corrélés dans la nature. Ce passage de l'observation d'une corrélation à la représentation d'une relation causale est l'un des éléments forts de la critique originale de l'adaptationnisme. En fait, à partir de l'observation de corrélations, il serait possible d'élaborer toute une gamme d'explications faisant intervenir des relations causales²⁵³.

Comme l'illustrent les travaux de Tinbergen, le recours au modèle adaptationniste est justifié par sa capacité à engendrer des manipulations. En interprétant le modèle selon une adaptation particulière, il est possible de formuler des hypothèses quant aux pressions de sélection qui l'ont engendrée. La manipulation de la représentation issue du modèle, essentielle à la prédiction, est cette fois établie par l'investigateur à travers la corrélation de certaines pressions de sélection à un trait, et la vérification expérimentale d'au moins une hypothèse contrefactuelle. Dans le cas qui nous intéresse, la démarche de manipulation prend la forme suivante. La mouette rieuse enlève les fragments de coquille pour augmenter le taux de survie de sa progéniture (interprétation du modèle adaptationniste). Envisageons que la mouette puisse reconnaître les objets susceptibles d'être repérés par des prédateurs, et envisageons que le risque de prédation de la progéniture soit effectif (représentation du premier ordre). Logiquement, si l'oiseau ne retire pas un objet susceptible d'être repéré par un prédateur, il y aura une augmentation de la prédation (représentation du second ordre/manipulation 1). De façon corrélée, si la présence d'un œuf est plus évidente pour les prédateurs, il devrait y avoir une augmentation de la prédation (manipulation 2).

²⁵³ Gould, S. J. et Lewontin, R. C., 1979, pp. 586-587.

Nous l'avons mentionné, l'approche phénotypique adaptationniste connaîtra une grande fortune dans les décennies suivantes. Les hypothèses testées seront raffinées, et une plus grande attention sera portée aux contraintes (développementales, morphologiques, perceptives, etc.) pouvant éventuellement fausser l'interprétation du modèle adaptationniste. Dans la pratique actuelle de l'écologie comportementale, ce type d'approche demeure de rigueur dans les investigations à caractère économique du comportement.

4.4 Cas 3 : Les travaux sur l'imprégnation de Konrad Z. Lorenz

Avec ses célèbres expériences sur les oies cendrées, c'est Lorenz qui a fait connaître le phénomène de l'imprégnation au grand public et à cette partie de la communauté scientifique étudiant le comportement²⁵⁴. Simplement, l'imprégnation (ou l'empreinte) désigne un attachement ou une préférence, durable et difficile à rompre, qui se développe peu de temps après la naissance²⁵⁵. L'objet de cet attachement préférentiel est un élément de l'environnement de l'organisme, et l'imprégnation joue un rôle déterminant dans l'administration au jeune de soins parentaux (reconnaissance des parents) et dans la reconnaissance des futurs partenaires sexuels²⁵⁶. C'est à l'aide d'un protocole très simple que Lorenz procède à l'étude de ce phénomène : il accorde tous les soins nécessaires à une portée éclosée en incubateur, et en vient facilement à se faire traiter comme la mère des oisons. En plus d'étudier le degré d'attachement, l'éthologue autrichien a aussi montré que les stimuli visuels nécessaires à l'imprégnation peuvent être de plusieurs types, mais qu'ils

²⁵⁴ Manning, A., 1979, p. 32.

²⁵⁵ Ibid., p. 33. Pour des revues à la fois exhaustives et synthétiques des travaux portant sur l'imprégnation et l'apprentissage associatif, voir Immelmann, K., 1975, et Bateson, P. P. G., 1990.

²⁵⁶ Lorenz écrivait, pour définir l'imprégnation : « An instinctive behaviour pattern adapted toward a conspecific, yet initially incorporated without an object, is fixated upon an object in the environment at a quite specific time, at a quite specific developmental stage of the young bird. » (Lorenz, K. Z., 1970 [1935], p. 246).

Par ailleurs, en ce qui concerne l'imprégnation en relation avec le choix ultérieur de partenaires sexuels, autant selon une perspective physique que comportementale, l'expression employée est celle d'imprégnation sexuelle. Par exemple, chez un grand nombre d'espèces d'oiseau, l'exposition précoce au chant des parents conditionnerait les préférences ultérieures pour le choix des partenaires de reproduction. D'ailleurs, l'exposition des petits au chant d'une espèce adoptive entraîne, dans de nombreux cas, une préférence ultérieure pour des partenaires de cette espèce (ten Cate, C., 2000).

doivent impérativement être présents pendant une courte période critique, ou période sensible²⁵⁷.

Pour l'essentiel, Lorenz a développé le caractère expérimental de l'étude du phénomène d'imprégnation, porté à son attention par Oskar Heinroth (1871-1945)²⁵⁸. Afin d'avoir la possibilité d'observer la durée de la période critique, la durée de l'imprégnation et la nature des stimuli pouvant déclencher cette imprégnation, il a procédé à un certain nombre d'expérimentations à l'aide d'oiseaux élevés chez lui²⁵⁹. Très simples pour l'essentiel, ces manipulations expérimentales consistaient soit à présenter différents stimuli aux oisons, soit à présenter le même stimulus à différentes périodes de leur développement. Comme il ne s'agissait pas d'évaluer des degrés d'imprégnation (et de devoir, le cas échéant, inférer les causes de cette variabilité), mais bien d'établir si le phénomène a lieu ou non pour tel ou tel aspect du comportement, l'approche de Lorenz a généré des observations aisées à contraster. Par exemple, dans l'estimation de la durée de la période critique, où seule la présence et l'absence de l'imprégnation compte, l'investigation ne produit pas de résultats intermédiaires qui nécessiteraient que les phénomènes observés soient ordonnés et comparés. Pour l'essentiel, et cela rapproche le travail de Lorenz de celui de Tinbergen, les variations interindividuelles ne sont pas considérées.

Dans ce contexte, il n'est pas étonnant que l'imprégnation constitue une catégorie de phénomènes s'insérant parfaitement dans la conception générale de l'instinct animal que défendait Lorenz. C'est en regard de cette théorie des instincts qu'il semble le plus approprié de nous pencher sur l'usage de la modélisation dans les recherches sur l'imprégnation de l'éthologue autrichien. Le phénomène d'imprégnation permet de mettre en évidence le fait que certaines coordinations héréditaires (*fixed action pattern*) –des séquences structurées, fixes et spécifiques de mouvements– se développent avec la participation de composantes environnementales. Ainsi, à travers la compréhension

²⁵⁷ Lorenz, K. Z., 1984[1978], pp. 338-339.

²⁵⁸ Evans, R. I., 1975, p. xiii ; Heinroth aurait, en quelque sorte, redécouvert le phénomène mis en évidence par Douglas Spalding (Griffiths, P. E., 2004, p. 615). Lorenz utilise le terme d'imprégnation dans son article de 1935 intitulé « Companions as Factors in the Bird's Environment » (Brigandt, I., 2005, p. 595).

²⁵⁹ Lorenz, K. Z., 1970 [1935], pp. 124-133 ; Evans, R. I., 1975, pp. 12-14.

progressive des mécanismes régulateurs de l'imprégnation, Lorenz expose une conception relativement rigoureuse du développement de l'animal et de celui de certaines facettes de son comportement. Selon cette conception, l'ontogénèse des coordinations héréditaires demeure entièrement déterminée par des éléments de l'organisation spécifique de l'animal. L'environnement intervient de façon secondaire, pour ainsi dire. Il ne dirige aucunement l'ontogénèse de la coordination héréditaire, et participe à la seule instanciation de certains éléments associés à la coordination. Ainsi, pour le cas qui nous intéresse, le mécanisme de l'imprégnation fait partie de ces caractéristiques innées et spécifiques à chaque organisme. Le milieu dans lequel l'animal se développe n'a pas d'influence sur la présence ou l'absence de l'imprégnation, mais il définit ce sur quoi il y a imprégnation. Dans la théorie lorenzienne des instincts, l'imprégnation compte pour une caractéristique innée de l'organisme, ce qui distingue le phénomène des autres formes d'apprentissage, ou des activités acquises par l'animal.

Parce que la notion désigne un ensemble structuré d'entités et de relations entre ces entités, il semble bien qu'il soit possible d'établir un modèle de l'imprégnation. Reprenons dans ses grandes lignes le modèle verbal qui nous est suggéré par le travail de Lorenz :

« L'imprégnation est un attachement ou une préférence, durable et difficile à rompre, qui se développe peu de temps après la naissance d'un individu. Cet attachement est déterminé par la constitution interne spécifique, et il est dirigé vers un élément de l'environnement qui admet une certaine variabilité. »

Selon cette version synthétique, il est aisé de concevoir plusieurs usages du modèle de l'imprégnation. Les entités (la forme de l'attachement ou de la préférence, l'espèce de l'individu, l'élément de l'environnement, la variabilité de cet élément, etc.) admettent plusieurs interprétations, rendant possible la modélisation d'un vaste ensemble de phénomènes d'empreinte. Parce que le modèle ne nécessite pas de faire appel à des hypothèses concernant les mécanismes impliqués par les relations ainsi structurées, il semble qu'il permette un plus haut degré d'adéquation avec le système naturel. En effet, le

modèle n'introduit aucune spécification des mécanismes neurophysiologiques présidant à la mise en place de l'attachement, non plus qu'il n'admet de mécanismes perceptuels particuliers à l'aide desquels l'imprégnation est possible. La seule véritable contrainte qu'il impose à une représentation de l'imprégnation, la disjonction entre détermination interne et instanciation environnementale, appartient à la théorie lorenzienne des instincts et pourrait sans doute être éliminée. Autrement, les modélisations particulières qui découlent du modèle parviennent à représenter adéquatement les instances d'imprégnation, à circonscrire les conditions dans lesquelles celles-ci sont possibles.

Sur le plan ontologique, il semble que l'ensemble des entités de la modélisation, à l'exception d'une seule peut-être, correspond à des entités du monde naturel puisqu'elles peuvent être inscrites dans une forme directe de matérialité. L'organisme, les mouvements qu'il effectue, la composante environnementale qui participe à l'imprégnation, sont toutes des entités matérielles et directement observables. Néanmoins, une difficulté semble se profiler en regard de l'attachement ou de la préférence. Non pas que ces notions ne puissent pas être appréciées chez des organismes –il est possible de mesurer des effets qui en résultent–, mais plutôt qu'il s'avère problématique d'établir ce qui fonde matériellement, ou de façon neurophysiologique, cet attachement. En d'autres mots, leur correspondance avec une catégorie de phénomène n'est pas si évidente à établir. L'approche de Lorenz permet de statuer puisque, celui-ci, afin d'inscrire matériellement l'imprégnation, se contente d'évoquer un processus interne de détermination, demeurant confiant que les mécanismes impliqués pourront être mis en évidence dans l'avenir. Selon la conception de la correspondance des entités d'une modélisation avec des entités du système de phénomènes que nous avons développée (section 3.5 i), il semble que cette hypothèse soit suffisante pour attester de la correspondance de l'attachement.

Par ailleurs, la nature de chacune des relations que structure le modèle est, elle aussi, relativement explicite. Des caractéristiques de l'environnement physique ou social provoquent des perceptions, tout comme ces perceptions engendrent l'imprégnation pendant le développement. Ces relations, quoiqu'elles ne soient que très sommairement explicitées dans les modélisations, correspondent bien à un enchaînement causal présent

dans le système de phénomènes naturel. La relation la plus ardue à discuter en termes de correspondance est celle qui implique des considérations temporelles. Puisque le passage du temps est manifeste aussi bien dans le développement général de l'organisme, que dans la période pendant laquelle celui-ci est imprégné et la durée de l'attachement consécutif à l'imprégnation, il semble incontournable de prendre la mesure d'une relation temporelle. Celle-ci peut-elle légitimement être assimilée à une relation causale, ou l'effet du passage du temps n'est-il qu'une forme de corrélation ? Dans la mesure où l'imprégnation ne peut avoir lieu que pendant une certaine phase du développement, la possibilité qu'un animal soit imprégné à un stimulus dépend directement de son exposition à ce stimulus pendant la période critique. Cependant, il n'est pas pour autant nécessaire d'accorder un poids causal au flux du temps pour considérer plus d'un état de l'organisme (non-imprégné à imprégné). Si l'organisme est au stade développemental approprié, il peut être imprégné par un stimulus approprié. A l'inverse, aucune imprégnation n'est possible à d'autres stades de son développement. Ainsi, et puisque le modèle verbal ne tient pas compte du passage d'un stade développemental à l'autre, la causalité de la relation ne repose pas sur la temporalité, mais plutôt sur un état de l'organisme.

Même si Lorenz n'a jamais décrypté de la sorte sa propre compréhension de l'imprégnation, il demeure pertinent de nous intéresser aux fonctions exercées par la représentation qu'il en a proposée dans ses propres investigations. Evidemment, l'éthologue autrichien propose une représentation qui montre une catégorie large de phénomènes. De plus, et bien que cela ne nous ait pas semblé explicite dans les écrits consultés, Lorenz trouve, en l'imprégnation, une forme de soutien à sa théorie des comportements instinctifs, et plus particulièrement à sa défense de l'innéité complète de certains éléments comportementaux. Non seulement la modélisation montre mais, encore, elle intervient comme un argument²⁶⁰.

²⁶⁰ Ceci pose, à notre avis, un cas d'étude particulièrement intéressant aux tenants de la conception sémantique des théories. En effet, quel peut être le rapport d'un modèle verbal à une théorie qui lui est postérieure ? Est-ce que le modèle de l'imprégnation peut être considéré comme un modèle de la théorie des comportements instinctifs, qu'il a d'ailleurs contribué à défendre ? Ou l'évocation de l'imprégnation ne joue-t-elle que le rôle d'un argument ad hoc ?

Par ailleurs, les fonctions de monstration et de synthèse interviennent conjointement dans une région étroite des travaux de Lorenz, celle de l'approche comparative, qui présente un intérêt majeur pour la suite de notre réflexion. En effet, lorsqu'elle est utilisée comme une coordination héréditaire, l'imprégnation peut être appréciée comme un critère taxonomique, au même titre que les caractéristiques morphologiques ou physiologiques²⁶¹. L'unité conceptuelle qu'est l'imprégnation identifie un ensemble particulier de phénomènes qui peut être recherché chez des espèces proches afin d'identifier d'éventuelles homologues. Lorenz ne s'est pas engagé dans un examen phylogénétique rigoureux des coordinations héréditaires appartenant à l'imprégnation, mais il évoque explicitement l'intérêt d'une telle démarche²⁶². Son enthousiasme pour les tentatives de reconstruction phylogénétique à partir des schèmes d'action instinctifs, l'éthologue l'a plutôt orienté sur certaines coordinations participant à la ritualisation chez les Anatidés²⁶³. Bien que les résultats qui découlent de ses travaux demeurent, somme toute, assez maigres, l'importance que Lorenz accorde à la compréhension phylogénétique d'éléments comportementaux en fait l'un des pionniers du domaine²⁶⁴. Aussi, en dépit du fait que ses travaux sur l'imprégnation appartiennent, comme ceux de Von Frisch, à l'approche phénotypique, son intérêt pour la compréhension phylogénétique des

²⁶¹ A plusieurs reprises, Lorenz, à la suite de Whitman et de Heinroth, établit un parallèle entre les comportements instinctifs et des composantes morphologiques. Lorenz établit une analogie aussi bien entre (1°) le processus de développement des comportements instinctifs et le développement morphologique, qu'entre (2°) la variabilité du comportement instinctif individuel et la variabilité d'un organe individuel (le terme organe étant ici employé comme désignant tout caractère morphologique). 1° « *These two facts, the determination of later behaviour by an external influence (derived from a conspecific) during a specific ontogenetic period and the irreversibility of this determination process, provide a remarkable analogy between the developmental processes of instinctive behavioural systems and processes which have been identified in morphological development.* » (p. 127) 2° « *There has been no cause for regret that the mutability of instinctive patterns through experience was flatly discounted and that the instinct was treated as an organ, whose individual range of variation can be neglected in the general biological description of a species.* » (Emphase originale. Lorenz, K. Z., 1970 [1935], p. 127 et p. 248, respectivement).

²⁶² Lorenz, K. Z., 1937b, p. 266.

²⁶³ Ibid., pp. 258-259.

²⁶⁴ A propos de l'état d'avancement des tentatives de reconstruction phylogénétique à partir de ces schèmes, il écrit : « *Despite the pitifully small extent of this literature in comparison with the enormous size of the field involved, it has produced one uniform conclusion which is of great importance to us: It has been clearly demonstrated that every instinctive behaviour pattern which could be traced through a section of the zoological system, large or small, could be employed as a taxonomic character just as reliably as the external form of a given skeletal element or some other organ.* » (Lorenz, K. Z., 1970 [1937], p. 282).

coordinations héréditaires, en fait l'un des instigateurs de l'approche comparative en biologie du comportement.

Puisque nous aurons à revenir sur le sujet par la suite, il importe de prendre le temps d'inscrire cette nouvelle approche en regard de la place qu'elle viendra à occuper dans l'écologie comportementale. A l'époque de l'éthologie classique, et ce jusqu'à ce que la comparaison d'aspects du comportement intègre la systématique phylogénétique, l'approche comparative est demeurée strictement qualitative. Les comparaisons interspécifiques de caractéristiques comportementales donnaient lieu à des inférences concernant 1° la communauté de descendance des espèces concernées, 2° la communauté de fonction d'une coordination héréditaire, ou encore 3° l'histoire évolutive d'un aspect du comportement²⁶⁵. Sans le support de phylogénies, même partielles, l'approche comparative des éthologues ne pouvait se garantir contre les fausses conclusions concernant l'histoire évolutive de certains aspects du comportement. Plus précisément, les éthologues, et autres biologistes versés à l'approche comparative, n'étaient pas en mesure de distinguer si les espèces comparées appartenaient à des taxa monophylétiques ou à des taxa paraphylétiques²⁶⁶. A partir de la fin des années 60²⁶⁷, l'approche comparative de traits s'organise en plusieurs méthodes comparatives. Bien que nous soyons appelés à revenir sur celles-ci, nous pouvons déjà mentionner les trois principales : 1° la méthode comparative qualitative (comparaison de traits chez des taxas polyphylétiques afin d'inférer un caractère adaptatif ou une pression de sélection), 2° la méthode comparative simplement corrélative (comparaison de traits chez des taxas monophylétiques afin de mettre en évidence l'évolution corrélée d'au moins deux traits), et 3° la méthode comparative directionnelle

²⁶⁵ Russell, R. W., 1951, p. 252.

²⁶⁶ Les taxas paraphylétiques possèdent, comme les taxas monophylétiques, un ancêtre commun. Cependant, leur appartenance à un arbre phylogénétique est fondée sur un critère supplémentaire. La plupart du temps, il s'agit d'un critère de similarité ou d'un critère de zone adaptative. Dans le premier cas, la filiation est établie sur la base des ressemblances parmi les taxas, alors que dans le second, la filiation est établie en regard d'un aspect du mode de vie. Pour la reconstitution de l'histoire évolutive d'un trait, les comparaisons paraphylétiques sont inappropriées puisqu'elles supposent que soient laissés de côté certains taxas, jugés trop différents (Queiroz, K. d., 1988, pp. 248-252).

²⁶⁷ Notamment à la suite d'une publication de Hennig, W., 1965.

(comparaison de traits chez des taxons monophylétiques afin de mettre en évidence l'antériorité d'un trait dont l'évolution est corrélée à celle d'un autre trait)²⁶⁸.

Avant de quitter ce troisième cas d'étude, il nous reste encore à voir si le modèle verbal de l'imprégnation est susceptible de permettre la manipulation des représentations qu'il engendre. Comme nous l'avons déjà mentionné, le fait que cette modélisation puisse être transposée, c'est-à-dire qu'il soit possible de formuler l'hypothèse de sa présence chez une espèce donnée (ou pour un autre trait chez la même espèce), n'atteste pas d'une quelconque forme de manipulation. Ainsi, en testant la présence de l'imprégnation (en utilisant le modèle) sur une espèce apparentée à l'espèce de référence, c'est à une nouvelle modélisation que nous procédons. En lui-même, ce genre de transposition ne permet d'expliquer (de manipuler) aucun phénomène associé à la représentation originale, celle découlant de l'usage ou de la fabrication du modèle verbal à partir de l'espèce de référence. Pour autant, il semble qu'une véritable forme de manipulation aurait pu être envisageable à partir du modèle lorenzien. En effet, si Lorenz avait adopté une conception moins préformationniste du développement des comportements instinctifs, il aurait pu considérer tous les traits comportementaux comme étant co-déterminés à la fois par la structure interne de l'organisme et par son environnement. Cette codétermination posée comme hypothèse, il aurait alors été possible, pour chaque trait, et particulièrement pour ceux en relation avec la socialité, de manipuler l'influence d'un facteur environnemental sur le mécanisme de l'imprégnation.

4.5 Cas 4 : L'étude des décisions dans l'exécution d'une séquence de mouvements par Marian et Richard Dawkins

Au cours des années 1970, à la fois avant et après la publication de *Sociobiology* et la constitution de l'écologie comportementale, Marian et Richard Dawkins (« les Dawkins » ci-après) ont travaillé sur la question des séquences de mouvements, et plus particulièrement sur celle de la prédictibilité de l'ordre d'exécution des mouvements à

²⁶⁸ Une courte introduction à ces trois déclinaisons de la méthode comparative peut être trouvée dans Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A., 2008, pp. 80-94.

l'intérieur de ces séquences. Quelques précisions s'imposent afin de bien situer le contexte dans lequel intervient ce cas d'étude. D'abord et avant tout, l'intérêt pour l'ordre dans lequel un organisme accomplit des activités, des actions ou des mouvements découle d'une compréhension hiérarchique du comportement animal. Pour les éthologues, cette compréhension repose sur deux éléments distincts, mais convergents. D'une part, il y a la nécessité de produire des descriptions économes et utiles de certains aspects du comportement de façon à rendre possible le travail scientifique²⁶⁹. Ainsi, l'investigateur repère des activités répétées dans le comportement de l'animal, et considère que ces activités appartiennent à un même type sous certains rapports (par exemple, la reproduction ou l'alimentation). Pour certaines investigations, ces grandes catégories d'activité sont trop générales et peu informatives, si bien qu'il importe de les subdiviser en catégories d'un niveau subalterne. Par exemple, dans le cas du comportement d'un oiseau, il paraît raisonnable d'identifier plusieurs actions distinctes et indépendantes ayant lieu pendant la reproduction (la cour, la construction du nid, la lutte, la ponte, etc.), l'alimentation (la recherche de nourriture, la lutte avec des compétiteurs, la vigilance, etc.), les soins apportés à la progéniture (défense, alimentation, toilette, etc.), etc. De façon similaire, ces catégories d'actions peuvent encore être décomposées en des patterns distincts et ainsi permettre des investigations plus fines du comportement de l'organisme. En ce sens, la conception hiérarchique du comportement n'est que la conséquence épistémologique d'un intérêt pour les régularités emboîtées qui constituent le phénomène. Chez les éthologues, la limite inférieure de ce procédé analytique est envisagée comme étant les coordinations héréditaires, un ensemble à son tour déterminé par des contractions musculaires.

D'autre part, la conception hiérarchique du comportement est aussi l'une des conséquences de la théorie des instincts qu'endossent la plupart des investigateurs jusque dans les années 70. Dans la mesure où l'approche de Baerends et Tinbergen est admise²⁷⁰, la conception hiérarchique n'est plus seulement un principe méthodologique. Elle devient à

²⁶⁹ Dawkins, R. et Dawkins, M., 1973, p. 83.

²⁷⁰ C'est-à-dire qu'une pulsion engage un comportement appétitif principal qui, en fonction des stimuli (internes et externes) auxquels est soumis l'organisme, transmet une forme d'impulsion au centre dirigeant un comportement appétitif de niveau inférieur. Ce centre en déclenche un autre d'un niveau lui étant inférieur, et ainsi de suite, jusqu'à ce que, à un certain niveau, le comportement appétitif rencontre le ou les stimuli extérieurs appropriés, et que l'acte consommatoire soit déclenché (voir p. 28 pour un exemple).

la fois heuristique et explicative, ou pour employer le vocabulaire que nous avons utilisé jusqu'ici, elle est intégrée à la connaissance d'arrière-plan. C'est la conception hiérarchique des instincts qui, dans une large mesure, invite les éthologues à apprécier l'importance de l'ordre d'exécution de certaines composantes du comportement. Par exemple, l'exécution de la parade nuptiale par le mâle d'une espèce de drosophile (*Drosophila melanogaster*) est composée d'une succession de trois séquences de mouvements distinctes, que l'on considère corrélées au degré d'excitation du mâle. En fonction de ce degré d'excitation (l'accumulation d'énergie à un niveau de la hiérarchie), modulé par les stimuli excitants ou inhibiteurs de la femelle, le mâle effectue l'une des trois séquences de la cour (comportement appétitif de niveau inférieur)²⁷¹. Un haut degré d'excitation entraîne l'exécution de la troisième séquence, et ensuite la copulation (acte consommatoire) si la femelle est réceptive. Dans le cas contraire, le niveau d'excitation du mâle retombe et celui-ci reprend sa cour depuis la première séquence. D'une façon générale, selon la conception hiérarchisée des instincts, l'ordre d'exécution des actions d'un organisme est déterminé à la fois par l'appartenance de ces actions à un centre de niveau supérieur (une catégorie), et par le niveau de stimulation nécessaire à leur déclenchement (la série à l'intérieur de cette catégorie).

Le cas d'étude qui nous intéresse ici endosse une approche hiérarchique vidée de l'hypothèse énergétique de l'éthologie classique, et plus modeste dans ses prétentions explicatives. Cependant, avant de nous pencher sur les caractéristiques du modèle impliqué, il importe d'abord que nous décrivions en quoi consistent les travaux du couple Dawkins. Le phénomène auquel s'intéressent les Dawkins est la séquence de mouvements qui est mobilisée lorsque le poussin (*Gallus gallus*) s'abreuve. Afin de décrire cette séquence particulière, ils la décortiquent à l'aide de quatre points de repère définis opérationnellement : début de la course descendante (*downstroke*), entrée du bec dans l'eau, sortie du bec de l'eau et course ascendante (*upstroke*)²⁷². Ces quatre points de repère contribuent à identifier quatre phases de la séquence de mouvements : le temps de latence

²⁷¹ Bastock, M. et Manning, A., 1955.

²⁷² A titre d'exemple, le critère permettant de distinguer la fin de la descente et le début de l'abreuvement est l'image (*frame*) où le bec est sous le niveau de l'eau, alors qu'il était au-dessus du niveau à l'image précédente (Dawkins, R. et Dawkins, M., 1973, p. 91).

entre deux séquences, la descente du bec, l'abreuvement et la montée du bec (Figure 3 A). Pour étudier le déroulement rapide de ces séquences répétitives, les auteurs utilisent un dispositif leur permettant de filmer la hauteur des yeux d'un poussin présenté à un bol d'eau. En analysant le film image par image, les investigateurs sont en mesure de déterminer la position des yeux de l'animal à un centimètre près, tous les 20^e de seconde (1200 positions/minute). En tant que telle, l'expérimentation qu'ils conduisent demeure très simple, et les seules manipulations qu'elle demande se résument à consigner les observations que révèle le visionnement plan par plan du film.

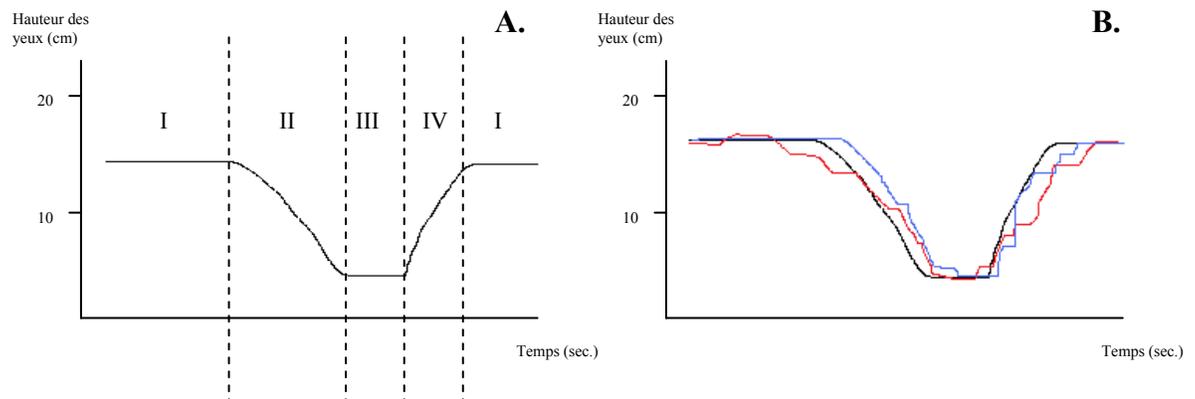


Figure 3 : Courbes représentant la hauteur des yeux du poussin (cm) en fonction du temps (sec.) au cours de séances d'abreuvement. A. Courbe théorique dans laquelle sont décrites les quatre phases (I-IV) de la séquence : I le temps de latence entre deux séquences, II la descente du bec, III l'abreuvement et IV la montée du bec. B. Courbe théorique sur laquelle sont superposées deux courbes représentant chacune une observation réelle. D'après Dawkins, R. et Dawkins, M. (1973), p. 89.

A travers leur investigation, les Dawkins montrent que les quatre grandes phases de la séquence de mouvements ne sont pas aussi lisses que les observations à vitesse standard semblent le montrer. En fait, à l'intérieur de chacune de ces phases, la hauteur des yeux du poussin peut transitoirement varier selon une direction opposée de celle attendue dans cette phase. Par exemple, dans une phase de descente vers le bol, il advient des moments où les yeux de l'animal demeurent au même niveau, voir même que leur distance

par rapport au sol s'accroît, avant que la descente ne reprenne son cours. C'est précisément ces courtes successions d'instants « contradictoires », à l'intérieur même d'une phase de la séquence de mouvements, qui ont attiré l'attention des investigateurs. Plus particulièrement, ils se sont interrogés sur l'éventuelle présence de moments, pendant la séquence de mouvements totale, où ces courtes successions d'instants contradictoires seraient davantage présentes. En d'autres mots, ils se sont intéressés à ces portions des quatre phases de la séquence, où la hauteur des yeux du poussin est la plus susceptible de dévier de la trajectoire attendue.

Au moment où les Dawkins réalisent cette étude, des travaux sur les séquences de mouvements, d'actions ou d'activités sont réalisés depuis une vingtaine d'années. Pour l'essentiel, l'objectif associé à ce thème d'investigation était, d'une part, de mieux comprendre à quel point certains aspects du comportement sont corrélés dans leurs exécutions et, d'autre part, d'élucider les mécanismes qui déterminent cette corrélation. Pour procéder, les scientifiques de l'époque compilaient un grand nombre d'observations du même type, et évaluent, pour chacun des items identifiés a priori (les trois séquences de mouvements de la parade nuptiale de la drosophile mâle par exemple), la probabilité que l'item en question suive (ou soit suivi par) un autre item. Un tel travail conduisait à la construction d'une matrice de probabilités de transition. C'est en prenant la mesure de ces probabilités qu'il était possible d'évaluer le degré d'association et l'ordre préférentiel d'exécution de certains de ces items. Aussi, en procédant à la comparaison des probabilités de transition de séquences exécutées dans des contextes différents (apaisement, reproduction, agression, etc.), l'investigateur disposait d'un matériau lui permettant d'inférer des hypothèses quant aux mécanismes ou aux propriétés de l'organisation sous-jacente à la corrélation²⁷³.

L'approche des Dawkins est sensiblement différente puisque la séquence de mouvements qu'ils utilisent est déjà ordonnée. Le poussin penche la tête vers son bol, boit, et relève la tête. Le type de transition qui les intéresse est plus fin, et concerne le seul changement de la position des yeux de l'animal d'une image à l'autre. Plus précisément, les

²⁷³ Voir, par exemple, Bastock, M. et Blest, A. D., 1958.

Dawkins veulent déterminer, à chacun des instants de la séquence, la probabilité que la position des yeux du poussin soit suivie par un changement particulier de position (plus haute, égale, plus basse) à l'instant suivant²⁷⁴. Plus la probabilité en faveur de l'un des trois changements de position est élevée, plus il est probable que le passage de l'instant de référence à l'instant suivant aille dans cette direction. En revanche, lorsque les probabilités associées à chacun des trois changements possibles sont proches, la position des yeux, à l'instant suivant, est incertaine²⁷⁵. Ainsi, le recours aux probabilités permet d'attribuer aux instants de référence une valeur continue de certitude/détermination : du complètement certain/déterminé au complètement incertain/indéterminé.

Cependant, l'objectif des Dawkins n'est pas de montrer que les quatre phases de la séquence de mouvements comportent des instants de degré d'incertitude différents. Ici, la conception hiérarchique doit être réintroduite pour comprendre de quoi il retourne. Les auteurs endossent la conception selon laquelle chacun des items d'une séquence, et quel que soit le niveau de complexité de celle-ci (simples mouvements, actions, activités, etc.), est l'objet d'une forme de contrôle par un centre de niveau supérieur. Par exemple, c'est un centre du comportement qui détermine en partie, et pour un moment particulier, si l'organisme s'engage dans l'alimentation ou la reproduction. C'est un autre centre (le centre de la reproduction), de niveau hiérarchique inférieur au premier, qui détermine partiellement l'activité qu'entreprend l'animal (cour, construction d'un nid, copulation, gardiennage, etc.). Finalement, toujours en procédant vers le bas de la hiérarchie, c'est encore un centre (le centre de la copulation) qui dirige, en fonction de certains facteurs environnementaux, le début, l'arrêt ou les phases de la copulation. Ainsi, à chacun des niveaux hiérarchiques où plus d'une alternatives est présente, il est assumé que l'animal effectue une « décision » en faveur de l'une des alternatives, décision qui n'a rien de consciente évidemment. C'est précisément l'hypothèse de l'existence de ces décisions que les Dawkins entreprennent de tester. Ils considèrent que seul le niveau le plus bas de la

²⁷⁴ Rigoureusement, ils calculent la probabilité que la hauteur à un instant soit suivie d'une hauteur particulière (plus haute, égale, plus basse) en utilisant la hauteur moyenne des 6 images suivant l'image de référence. Aussi, pour évaluer ce changement de hauteur, ils utilisent des classes de hauteurs de deux centimètres chacune (Dawkins, R. et Dawkins, M., 1973, p. 96).

²⁷⁵ C'est en utilisant plusieurs répétitions de la séquence, par le même poussin, que les auteurs en arrivent à disposer d'un jeu de données suffisamment important pour leur analyse.

hiérarchie peut permettre de montrer la présence de ces décisions, de franches bifurcations dans le comportement animal.

Pour le dispositif expérimental qu'ils utilisent, les investigateurs considèrent que les instants où le poussin est le plus incertain (où il est aussi bien susceptible de lever, baisser ou maintenir la hauteur de ses yeux) peuvent attester d'une période de décision. Pour être en mesure de le montrer, les Dawkins traduisent les valeurs continues de la probabilité d'un choix en valeurs discrètes de certitude. Pour ce faire, ils soumettent simplement les probabilités associées à chacun des instants à un filtre²⁷⁶. Cette étape leur permet d'établir un seuil à partir duquel la position des yeux à l'instant suivant peut être considérée comme certaine ou incertaine. A la suite de cette manipulation, il apparaît clairement que les instants de certitude et d'incertitude ne sont pas distribués de façon uniforme sur toute la séquence de mouvements. En fait, le filtre permet de mettre en évidence des successions d'instant où la position des yeux à l'instant suivant est davantage déterminée/certaine qu'à d'autres instants. C'est ce qu'illustre la figure ci-dessous.

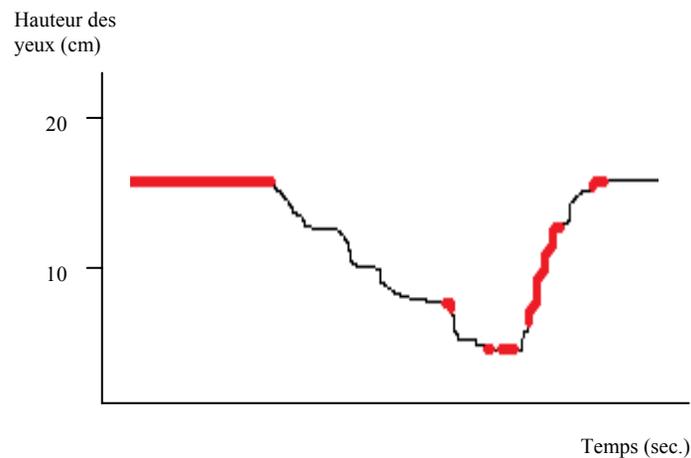


Figure 4 : Courbes représentant la hauteur des yeux du poussin (cm) en fonction du temps (sec.) au cours de séances d'abreuvement. La zone ombrée représente les instants où l'incertitude tombe sous un certain seuil. D'après Dawkins, R. et Dawkins, M. (1973), p. 99.

²⁷⁶ Les auteurs admettent ouvertement que la valeur de filtre pour laquelle ils optent est arbitraire (Dawkins, R. et Dawkins, M., 1973, pp. 98 et 99).

Notre description de ce quatrième cas d'étude montre à quel point l'investigation repose sur l'usage d'un modèle déjà existant, « dans l'air » pourrions-nous même ajouter. Comme pour les cas qui précèdent, ce modèle est de nature verbale, si bien que pour procéder à l'examen de la modélisation des Dawkins, il importe d'en donner une formulation succincte.

Certaines successions de mouvements forment des unités cohérentes. Ces unités, nommées séquences de mouvements, sont cohérentes en vertu de leur appartenance à une entité d'un niveau hiérarchique supérieur, qui stipule 1° les mouvements qui appartiennent à une séquence particulière, et 2° les modalités de passage d'un type de mouvement à l'autre dans la séquence²⁷⁷.

Dans le cas d'étude qui nous occupe ici, il est évident que les auteurs, après avoir posé les quatre phases de la séquence de mouvements, s'intéressent au caractère déterministe du passage d'une phase à l'autre dans la séquence. Nous l'avons mentionné plus haut, ce qui attire l'attention des chercheurs dans cette modélisation n'est pas tant de savoir quelle phase est la plus susceptible de succéder à une autre, mais plutôt de mettre en évidence, par des mesures de la hauteur des yeux du poussin, l'incertitude qui marque plus ou moins fortement chacune des phases de la séquence. En l'occurrence, les Dawkins montrent que la phase entre deux répétitions de la séquence, ainsi qu'une large proportion de la phase « course ascendante », sont les moins marquées par l'incertitude (Figure 4). Ainsi, pour l'exprimer très simplement, ce sont deux successions d'instant où l'animal n'hésite pas dans les mouvements qu'il accomplit.

La modélisation réalisée pour cette investigation, l'interprétation du modèle verbal selon la séquence de mouvements du poussin qui s'abreuve, ne va pas sans soulever quelques interrogations. Evidemment, la modélisation apparaît plutôt adéquate au système de phénomènes naturel qu'elle a comme objectif de décrire. Le poussin effectue des mouvements simples pour s'abreuver. La fonction qui peut être associée à la séquence (s'hydrater) permet aisément d'identifier les mouvements qui appartiennent à la séquence

²⁷⁷ Dans cette formulation, nous utilisons le terme « mouvement ». Evidemment, ce terme aurait pu être substitué par ceux d'action ou d'activité, qui désignent des entités d'un niveau hiérarchique supérieur.

(pencher la tête, boire, relever la tête), ainsi que certaines modalités du passage d'un mouvement à l'autre (pencher la tête pour atteindre l'eau, absorber pour s'hydrater, et ainsi de suite). En ce sens, les entités de la modélisation semblent toutes matérialisées dans le système de phénomènes. Les phases individuées par les Dawkins peuvent être directement observées, et la position des yeux peut être mesurée à chaque instant. Là où l'examen de la correspondance des entités et des relations de la modélisation avec le système apporte davantage de matière à réflexion est l'interprétation que font les auteurs des modalités de passage d'un mouvement à l'autre.

En fait, et contrairement à l'intuition simple, chargée d'intentionnalité, que nous avons évoquée plus haut en abordant la question de l'adéquation (le poussin baisse la tête pour atteindre l'eau, etc.), les Dawkins se préoccupent plutôt de l'incertitude qui marque chacune des phases, et a fortiori le passage d'une phase à l'autre. Afin de mettre en évidence des périodes de certitude et d'incertitude, les auteurs doivent générer des probabilités concernant la position des yeux du poussin à tous les instants de la séquence. Pour ce faire, ils intègrent les valeurs de position de plusieurs images pour obtenir un nombre réduit d'unités et, à chacun de ces instants « manipulés », ils attribuent une valeur de certitude (certain ou incertain) en utilisant la probabilité calculée avec les valeurs de position des instants « manipulés » suivants. Trois relations internes à la modélisation doivent attirer notre attention. La première, la relation des « instants manipulés » aux « images observées » ne peut certainement pas être dite causale. Les instants manipulés sont le résultat d'un algorithme qui permet de regrouper les images observées trop nombreuses. La relation ne peut donc être que corrélative. La seconde, la relation entre les « instants manipulés » et les « instants manipulés suivants », ne peut pas non plus être considérée causale puisque c'est précisément ce sur quoi l'investigation tente de statuer. Les Dawkins tentent d'élaborer une méthode d'analyse permettant d'exposer comment, dans certaines phases de la séquence, la position des yeux du poussin à un instant détermine (ou à tout le moins permet de prédire) la position des yeux à l'instant suivant. Dans la mesure où cette relation permet d'attribuer des probabilités aux « instants manipulés », il est indéniable que les deux termes sont corrélés. Minimale, le fait que les deux types d'instant se succèdent dans le temps du système naturel s'avère suffisant pour justifier leur

relation dans la modélisation. En dernier lieu, la relation qui associe une valeur de certitude à un instant manipulé n'a pas de correspondance dans le système de phénomènes naturel. La valeur de certitude, qui n'est que la traduction en langage binaire du degré de corrélation de deux groupes d'images successifs, demeure une construction mathématique.

Comme les figures présentées plus haut le laissent voir, la première fonction de la modélisation des Dawkins est de montrer. Il s'agit pour eux de représenter simplement une séquence de mouvements trop rapide pour être observée directement, et de faire ressortir les moments de cette séquence où la position des yeux du poussin semble déterminée par son rang dans la série chronologique des positions que compte la séquence. Le principal intérêt de la modélisation réside cependant dans la fonction de manipulation de la représentation qu'elle rend possible. En effet, la possibilité de décrire chaque répétition de la séquence de mouvements du poussin en représentant fidèlement la variabilité qu'elle comporte reste scientifiquement pauvre. Par contre, le fait de pouvoir distinguer des périodes de certitude et d'incertitude dans la séquence, même si ce n'est que de façon empirique (la valeur arbitraire du filtre), permet de réaliser des inférences inédites. C'est à partir de ce type de distinction que les Dawkins mettent en l'avant leur notion de décision, et qu'ils illustrent les hypothèses supplémentaires qu'elle suggère²⁷⁸.

Avant de quitter ce cas d'étude, il nous reste encore à nous intéresser à son caractère typologique. Puisque la démarche des Dawkins porte sur une séquence de mouvements bien circonscrite, il semble approprié de l'inscrire dans l'approche de type phénotypique. Néanmoins, il apparaît évident que cette investigation des périodes d'incertitude que comporte une séquence de mouvements est de nature différente de l'étude de Von Frisch, et même de celle de Tinbergen. Pour comprendre comment elle diffère de ces autres cas, il importe de réaliser que le travail des Dawkins ne prend pas en considération le caractère individuel des organismes utilisés, les poussins. En fait, ce qui est au centre de l'investigation, c'est la position des yeux du poussin à chacune des images, et

²⁷⁸ Dawkins, R. et Dawkins, M., 1973, pp. 99-101. Les auteurs soulèvent, notamment, la question de l'influence des stimuli extérieurs aussi bien sur les périodes certaines (déterminées) que sur les périodes d'incertitude (variables), la question de la prise de décision au cours d'interactions sociales, et la question de la localisation neurophysiologique des « centres » de décision.

la relation qu'entretient cette position avec les positions dans les images qui précèdent et qui suivent. Pour le dire autrement, ce sont les relations statistiques, intégrant ensemble des groupes d'instants de la séquence, qui constituent le noyau de l'approche. Ainsi, parce que l'investigation porte sur un élément de la structure du système, plutôt que sur l'une de ces caractéristiques explicitement phénoménales, l'étiquette qui nous semble la plus appropriée pour décrire ce type d'investigation est celle d'approche phénotypique structurale.

Dans la pratique actuelle, les séquences de comportements ne sont plus considérées comme de véritables objets d'étude. Les méthodes développées pour leur analyse, telles que celle des Dawkins, sont intégrées à titre d'outils descriptifs dans le projet de l'écologie comportementale. Elles permettent de circonscrire avec précision des unités de comportement pertinentes pour l'investigation des interactions des organismes avec leur environnement (physique ou social) selon une perspective évolutionniste. Le changement de registre est important. Alors que les éthologues tentent de décrire l'unité et l'ordre *d'une* séquence afin d'inférer la structure causale interne du comportement, les écologues utilisent *les* séquences pour étudier la structure génétique de l'organisme et les compromis d'origine évolutive qui structurent son organisation, son histoire de vie. Dans la discipline contemporaine, la compréhension de l'architecture du comportement d'un animal ne peut avancer indépendamment de l'investigation des déterminations autres que neurologiques (neuro-énergétiques pour l'éthologie).

Aujourd'hui, l'investigation des séquences de comportements, justement parce qu'elle implique un intérêt pour des principes structuraux sous-jacents, relève davantage du domaine de la neurophysiologie. Pour comprendre le déplacement épistémologique majeur dans lequel est impliqué l'intérêt pour les séquences en éthologie et en écologie comportementale, il importe de nous intéresser brièvement à la postérité du travail des Dawkins. Dès ses premières formulations par Baerends et Tinbergen, la conception hiérarchique de l'organisation du comportement intégrait déjà des éléments de la théorie des systèmes de contrôle. A un niveau particulier de la hiérarchie, la rencontre d'un stimulus approprié (une entrée *-input*) entraîne le passage d'un comportement appétitif à un acte consommatoire (une sortie *-output*). Cependant, il apparaît assez rapidement que la

transformation d'une entrée en sortie par la boîte noire ne s'effectue pas selon les mêmes modalités pour toutes les séquences observées. Certains stimuli déclenchent simplement une séquence, alors que pour d'autres séquences la réponse est proportionnelle à l'intensité des stimuli²⁷⁹. Mais même cette modélisation en termes de transformation d'une entrée ne s'avère pas adéquate pour comprendre le déclenchement de certaines séquences. Pour plusieurs séquences, la relation entre l'entrée et la sortie ne semble pas être linéaire, d'où l'intérêt d'assimiler la boîte noire neuro-énergétique à un système de contrôle comportant plusieurs entrées, des filtres, des unités de traduction, des boucles de rétroaction, etc.²⁸⁰ Ainsi, le fait d'étudier les séquences de comportements en faisant abstraction de l'essentiel des variables physiologiques (notamment en postulant 1° des relations entre ces comportements, et 2° des variables rendant compte des changements d'états indispensables pour l'explication de la séquence observée)²⁸¹, produisait, dans certains cas, d'intéressantes descriptions du comportement d'un organisme. Cependant, avec la complexification des descriptions, son inaptitude à expliquer les mécanismes neuro-hormonaux sous-jacents et son désintérêt pour les questions évolutives, la démarche était vouée à disparaître. C'est dans les années 1980 que l'usage de la théorie des systèmes de contrôle pour décrire les séquences de comportements a connu ses limites. Il est alors devenu évident que les tentatives d'expliquer le comportement en référence à une structure interne non-biologique handicapait plus qu'elle ne l'aidait l'investigation.

A lui seul, ce constat d'échec n'a pas été suffisant pour que s'opère le déplacement de l'étude des séquences de comportements en éthologie à leur simple usage en écologie comportementale. L'inflexion s'est opérée autour de la notion de décision. Comme l'illustre le travail des Dawkins, une décision peut être inférée en observant une séquence. Cette décision reflète le rôle causal d'un centre de niveau hiérarchique supérieur, quelle que soit la structure présumée du système de contrôle, et elle permet d'inférer un état de motivation interne chez l'organisme étudié. Au contraire, en écologie comportementale,

²⁷⁹ Fentress, J., C., 1977, p. 372.

²⁸⁰ Cette hypothèse est présentée pour la première fois de façon exhaustive dans Hayes, J. S., Russell, W. M. S., *et al.*, 1953.

²⁸¹ Voir McFarland, D. et Houston, A. I., 1981, pp. 69-88, pour des exemples.

la notion de décision est purgée de sa composante motivationnelle et insérée dans un contexte économique. Dans ce cadre, le choix qu'effectue un animal entre deux alternatives (se nourrir le plus rapidement possible, ou se nourrir plus lentement en demeurant attentif à la présence de prédateurs, par exemple) reflète à la fois les conditions environnementales qu'il perçoit et son état physiologique. Surtout, l'écologue ne s'intéresse pas à la décision sous l'angle des processus cognitifs ou neurophysiologiques, mais comme le résultat d'un processus d'évolution. Une décision implique seulement que l'animal utilise de l'information pour diriger la course de son activité dans un contexte particulier²⁸². Elle n'implique pas nécessairement de processus conscient. Au niveau individuel, l'écologue peut apprécier une décision sous la forme d'un « choix » de l'animal entre deux alternatives, ou à l'aide d'une comparaison de ce que l'animal fait avec ce que l'animal devrait théoriquement faire pour maximiser son aptitude phénotypique étant donné le contexte environnemental. Certaines décisions sont plus utilement appréciées au niveau populationnel, à travers l'observation de la fréquence de chacune des stratégies alternatives « adoptées » par les individus. Quel que soit le niveau auquel est appréciée la notion, une décision décrit le fait que l'animal règle optimalement ses comportements en fonction de l'information dont il dispose. Les séquences de comportements représentent des unités qui servent à décrire les options suggérées par l'hypothèse d'une décision économique. A l'inverse, pour l'éthologie classique, les séquences sont précisément ce qui permet d'inférer l'existence de décision.

4.6 Cas 5 : L'étude de la distribution spatiale associée à la reproduction par Geoffrey A. Parker

Bien que les recherches de Parker aient porté sur de nombreux éléments entourant la reproduction de la mouche scatophage jaune (*Scatophaga stercoraria* L.), nous ne nous attarderons que sur un seul de ceux-ci : la distribution spatiale des mâles pendant la reproduction. Il s'agit certes d'une facette relativement mineure des travaux de Parker, notamment en regard de son hypothèse de la compétition spermatique²⁸³, mais elle présente

²⁸² Krebs, J. R., 1978, p. 23.

²⁸³ Parker, G. A., 1970a, Parker, G. A., 1970b, Parker, G. A., 1970c.

un intérêt certain pour notre analyse de cas. Elle permet d'introduire un type d'approche qui n'a aucun équivalent dans la pratique de l'éthologie classique.

Prenons la peine de poser les grandes lignes de l'investigation qui nous intéresse. En l'absence de comportement despotique de gardiennage des ressources associées à l'aptitude phénotypique (nourriture, habitat, partenaires reproducteurs), il est assumé que la compétition entraîne une distribution libre et idéale des individus. Autrement dit, les individus se répartissent dans l'espace en fonction de la densité des compétiteurs et de celles des ressources. Pour les mouches scatophages de Parker, les mâles prennent position sur ou autour des bouses de vache fraîches, en fonction du nombre des compétiteurs et de celui des femelles²⁸⁴. Les premiers mâles présents peuvent copuler avec les premières femelles à arriver, demeurant accrochés à leur dos jusqu'à la fin de la ponte. Lorsque la compétition pour les femelles est plus intense, un équilibre s'établit entre l'attente pour l'arrivée de nouvelles femelles sur la bouse, la recherche de femelles dans la zone herbeuse entourant la bouse ou la lutte pour déloger un mâle déjà accroché, et ainsi se substituer à lui pour la fécondation d'une part des œufs. L'analyse de Parker comprend de nombreux autres détails que nous omettons sciemment ici.

La première remarque qui s'impose au sujet de cette investigation est le fait qu'elle illustre bien la démarche hypothético-déductive. Une hypothèse, la distribution libre idéale, est utilisée pour formuler une seconde hypothèse, particulière celle-là, de la distribution des mâles de la mouche scatophage lors de leur reproduction²⁸⁵. C'est dans une seconde phase de l'investigation que les données sont récoltées pour la suite de l'investigation. Dans la démarche de Parker, cette étape de collecte des données se présente avec une grande simplicité : les données sont collectées par l'observation directe de la distribution et du comportement des mouches scatophages. Les phénomènes observés, la distribution spatiale et les épisodes de reproduction des individus sur une bouse fraîche, ne

²⁸⁴ Parker, G. A., 1978, p. 219.

²⁸⁵ L'hypothèse de la distribution libre idéale a été formulée, spécifiquement pour un contexte écologique, dans Fretwell, S. D. et Lucas, H. L., 1969. La distribution, la répartition des individus sur un territoire, est dite libre parce qu'il est assumé que les individus peuvent entrer sans aucune contrainte sur n'importe quelle parcelle du territoire. Elle est dite idéale, parce qu'il est assumé que les individus ont une connaissance parfaite de la qualité des ressources.

nécessitent aucunement d'être manipulés expérimentalement afin d'obtenir un jeu complémentaire de données. Tout au plus Parker subdivise-t-il la parcelle étudiée, la bouse, en zones d'observation distinctes, ou en compartiments (sur la bouse, en régions concentriques de largeurs définies autour de celle-ci), et tient-il compte de la direction du vent (les mouches détectent la bouse par l'olfaction)²⁸⁶. Ainsi, le caractère expérimental de cette investigation se résume essentiellement à l'organisation de la collecte des données.

C'est plutôt la modélisation qui se présente comme étant le mode d'investigation déterminant dans l'approche de Parker. La démarche à laquelle il fait appel se déploie essentiellement sur trois temps. D'abord, il fait l'hypothèse que la distribution des mâles lors de la reproduction est un trait issu de l'évolution par la sélection naturelle, et que la distribution libre idéale peut, éventuellement, servir à décrire cet état de fait. Ensuite, il procède à la collecte de données concernant le comportement et la distribution spatiale des mouches mâles. En dernier lieu, il conçoit une structure mathématique (le modèle) permettant de représenter les relations biologiques effectives ou hypothétiques de son système de phénomènes. Ainsi, avant d'entamer ses observations et de s'attaquer à la production de son modèle, Parker a déjà une représentation approximative du modèle qu'il élaborera. Lorsque la première ébauche du modèle est achevée, c'est son interprétation à l'aide des données biologiques récoltées qui permet d'évaluer le degré d'adéquation de la modélisation avec le système de phénomènes. Aussi, c'est l'appréciation de cette adéquation qui invite Parker à concevoir un modèle complètement différent, à modifier sa première ébauche (remodéliser au sens où nous l'avons défini) ou à procéder à des observations supplémentaires. Chaque remodelisation entraîne une représentation un peu plus adéquate du système. L'entreprise arrive à son terme quand l'investigateur estime que la représentation générée par son modèle est suffisamment adéquate au système de phénomènes, ou quand elle permet à l'investigateur de montrer, de synthétiser ou de manipuler ce système. L'objectif de Parker était essentiellement de montrer que la distribution des mâles obéit à la distribution libre idéale.

²⁸⁶ Parker, G. A., 1978, p. 220.

Afin de bien comprendre l'importance de ce mode d'investigation dans la démarche de Parker, il importe de nous attarder à certains détails. Cela nous présente aussi avec l'opportunité d'éprouver notre conception de la modélisation sur un modèle dit mathématique. Pour Parker, comme pour tous les biologistes, la reproduction d'un organisme est un phénomène critique puisqu'elle est directement associée à l'aptitude phénotypique. Dans le cas d'un insecte tel que la mouche scatophage jaune, le succès de la reproduction dépend, pour les femelles, du nombre d'œufs pondus et fécondés et, pour les mâles, du nombre total d'œufs fécondés. Le cas d'étude que nous analysons ici adopte la seule perspective des mâles. Selon la perspective évolutionniste, le nombre d'œufs fécondés est une quantité qui devrait théoriquement être maximisée pour chacun des individus. En effet, dans les systèmes à reproduction sexuée de ce type, la sélection naturelle entraîne la disparition progressive des individus les moins performants.

Cela signifie donc que, dans le cas où diverses stratégies de reproduction peuvent être observées, celles-ci doivent être équivalentes (ou très proches les unes des autres) en termes de rendement. Dans le modèle de Parker, deux stratégies principales sont considérées. Les mâles peuvent chercher les femelles sur le lieu de la ponte ou, puisque toutes les femelles n'arrivent pas directement sur la bouse, dans la zone herbeuse entourant celle-ci. Cet équilibre, exprimé par un taux de gain (ou nombre d'œufs fécondés par mâle et par minute, *gain rate*), est donné par l'égalité suivante²⁸⁷ :

éq. 4-1
$$r_d(t) = r_g(t)$$

A partir de l'observation du comportement de cette espèce, Parker détaille encore les termes de l'égalité ci-haut. En effet, l'éthologue anglais remarque que les mâles peuvent non seulement féconder les œufs de femelles arrivant directement sur la bouse (*di*) ou se posant d'abord dans l'herbe (*gi*) mais, aussi, féconder ceux de femelles déjà engagées dans la copulation (*dc*) ou dans la ponte (*do*)²⁸⁸. Ce nouvel équilibre s'exprime par l'équation :

²⁸⁷ Par souci d'une restitution fidèle du modèle original, nous avons choisi de conserver les abréviations originales de langue anglaise. Le taux de gain sur la bouse (*dung*) est donné par $r_d(t)$ et le taux de gain dans l'herbe (*grass*) est donné par $r_g(t)$.

²⁸⁸ Ainsi, la première lettre désigne le lieu de rencontre de la femelle, alors que la seconde identifie l'activité dans laquelle cette femelle est engagée au moment de la rencontre. Ainsi, *gi* (*grass, incoming*), *di* (*dung, incoming*), *dc* (*dung, copulation*) et *do* (*dung oviposition*).

$$\text{éq. 4-2} \quad r_{di}(t) + r_{do}(t) + r_{dc}(t) = r_{gi}(t)$$

Pour que ce modèle donne accès à une représentation plus fine de la reproduction de cette espèce, et pour qu'il devienne possible d'en tester empiriquement l'adéquation, il est encore nécessaire de le préciser. Pour ce faire, Parker construit les équations de chacun des taux de gain. Pour notre analyse, il suffit de nous attarder à une seule de ces équations :

$$\text{éq. 4-3} \quad r_{gi}(t) = g_i / \left\{ \left[\frac{m_g}{P_g(m_g) \cdot f_i(t)} \right] + c_i \right\}$$

Pour les mâles qui cherchent les femelles se posant d'abord sur l'herbe, le taux de gain ($r_{gi}(t)$; nombre d'œufs fécondés par mâle et par minute) est donné par les gains mesurés (g_i ; nombre d'œufs fécondés par femelle capturée) par unité de temps (l'expression à l'intérieur de l'accolade ; temps investi par femelle capturée et par mâle). Le temps qu'investit chaque mâle pour chaque femelle capturée peut aussi être décomposé en deux phases successives. La première consiste en une phase de recherche des femelles arrivant dans l'herbe (l'expression entre crochets). Elle tient compte de la probabilité de rencontre d'une femelle par un mâle ($m_g/P_g(m_g)$) –cette probabilité diminue avec l'augmentation du nombre de mâles présents–, et du taux d'arrivée des femelles dans la zone herbeuse ($f_i(t)$). La seconde phase représente le temps nécessaire pour la manipulation d'une femelle capturée, incluant la copulation et le gardiennage pendant la ponte (c_i)²⁸⁹.

Plusieurs remarques s'imposent en regard de la structure de la modélisation. D'abord, l'équilibre entre le taux de gain sur l'herbe et les trois taux de gain sur la bouse constitue la relation fondamentale du modèle. Puisqu'elle repose sur la distribution libre idéale, un équilibre hypothétique généré par l'évolution, il semble erroné d'assimiler cette

²⁸⁹ Bien que notre description ne semble pas traduire immédiatement l'équation, elle est néanmoins conforme aux « unités de mesure » sollicitées et à la description qu'en donne l'auteur dans Parker, G. A., 1978, pp. 221-223.

relation d'égalité à une cause. Les taux de gain sur la bouse n'engendrent pas le taux de gain sur l'herbe, et réciproquement. Tout au plus sont-ils corrélés. Ces taux sont plutôt la conséquence de la densité des mâles, le nombre de mâles sur une parcelle constituant la seule variable du modèle. Puisque chaque mâle dispose en tout temps des informations nécessaires sur le système, et puisque chacun d'eux maximise son aptitude phénotypique (prend la « bonne » décision donc), le taux de gain demeure toujours égal dans tous les compartiments. L'égalité est donc une conséquence du comportement de l'ensemble des mâles présents dans le système. Les trois taux de gain qui résultent des activités de capture de femelles par les mâles sur la bouse (capture de femelles arrivant, de femelles engagées dans une copulation ou engagées dans la ponte) participent d'une relation similaire. Dans sa modélisation, Parker ne s'intéresse donc pas directement aux comportements des mâles, mais l'hypothèse de la distribution libre idéale lui permet de détailler les mécanismes qui rendent les taux de gain équivalents dans chaque compartiment. C'est à cette fin qu'il introduit les paramètres servant à décrire, d'abord, le taux d'attaques auquel est sujet une paire de mouches et, ensuite, les chances de succès des attaques effectuées pendant la copulation ou pendant la ponte. La modélisation statue que les trois taux de gain sur la bouse dépendent tous de la même cause, la densité des mâles dans le système. Parker ne s'intéresse qu'accessoirement aux causes proximales différentes qui engendrent le taux de gain particulier d'un compartiment.

Pour être en mesure de faire correspondre les relations du modèle avec des relations causales du système naturel, il importe de nous pencher sur les équations qui sous-tendent chacun des taux de gain. Si nous nous rapportons à l'équation du taux de gain sur l'herbe ($r_{gi}(t)$), trois relations doivent attirer notre attention. Les deux premières concernent le nombre de femelles capturées par les mâles dans le compartiment. D'une part, plus les mâles présents dans le compartiment sont nombreux, et plus la probabilité qu'une femelle soit capturée dès son arrivée est élevée. D'autre part, plus les femelles arrivant dans le compartiment sont nombreuses, et plus le nombre de celles qui sont capturées par unité de temps est important. Dans le cadre de la distribution libre idéale, il s'agit une fois de plus de corrélations. Puisque les mâles se distribuent en regard d'une connaissance parfaite des ressources, leur nombre dans un compartiment est toujours ajusté à la probabilité de

capturer une femelle et au nombre total de femelles capturées dans le compartiment. La troisième relation est celle que traduit l'adjonction d'une composante temporelle, donnée à la fois par la vitesse d'arrivée des femelles et le temps nécessaire à la manipulation des femelles capturées. Comme c'était le cas dans l'usage du modèle de l'imprégnation, il n'est pas ici question de faire figurer le flux du temps en tant que cause. Dans la modélisation de Parker, la temporalité est introduite sous la forme de la fréquence d'arrivée des femelles sur la zone de reproduction. Cette fréquence ne joue aucun rôle causal puisque, en vertu du caractère idéal de la distribution, le taux de gain des mâles demeure le même quelle qu'elle soit.

En revanche, il semble bien que le temps de manipulation de la femelle capturée (les paramètres c_i , c_c et c_o)²⁹⁰ intervienne causalement dans la distribution spatiale des mâles. Pour le comprendre, il faut considérer que les stratégies disponibles pour les mâles (attente de femelles, lutte pour déloger un mâle pendant la copulation et lutte pour déloger un mâle pendant la ponte des œufs sur la bouse) impliquent un temps différent de manipulation. Et ce sont ces différents temps de manipulation qui déterminent la proportion des mâles engagés dans chacune de ces stratégies lorsque le système est à l'équilibre. Si le temps nécessaire pour déloger un compétiteur engagé dans une copulation était différent, l'ensemble de la distribution spatiale des mâles serait modifiée. Ainsi, de la même façon que la densité des mâles, la durée de la manipulation fait figure de cause dans leur distribution spatiale.

Cette constatation nous amène à nous intéresser aux aspects plus généraux de la modélisation de Parker. Comme l'illustre le recours à un paramètre du type « temps de manipulation », l'adéquation de la modélisation avec l'aspect du monde concerné, pour toute évidente qu'elle soit, demeure néanmoins partielle. Il en va de même pour toutes les modélisations constituées d'entités idéalisées. Une adéquation partielle au système naturel ne change rien au fait que la modélisation circonscrit précisément le domaine de ses applications. Par exemple, la construction de Parker colle particulièrement bien à la réalité

²⁹⁰ Temps de manipulation (*capture*) pour les femelles qui arrivent (c_i), qui sont engagées dans une copulation (c_c) et qui sont en oviposition (c_o).

de la reproduction de la mouche scatophage jaune. Evidemment, cela n'a rien d'exceptionnel puisqu'elle a été conçue dans cet objectif précis. Cependant, les travaux du biologiste sur cet insecte n'épuisent pas les ressources du modèle développé. Non seulement celui-ci est susceptible de transpositions directes à des espèces partageant un régime de vie similaire à celui des Scathophagidés, notamment certaines espèces de Sepsidés et de Sphaeroceridés²⁹¹, mais, aussi, le modèle ouvre la voie à des remodelisations, parfois importantes, pour tester d'autres hypothèses concernant la corrélation de la distribution spatiale d'un organisme avec une caractéristique de son environnement²⁹². Ainsi, bien que la modélisation de Parker semble circonscrire une portion étroite, voire insignifiante du monde naturel –la mouche scatophage ne possédait pas à l'époque le « prestige » dont elle jouit aujourd'hui²⁹³–, elle n'en a pas moins permis de définir l'investigation de plusieurs autres domaines des relations organisme-environnement.

En dernier lieu, l'usage d'une structure mathématique complexe pose de façon singulière la question des fonctions lui étant associées dans l'investigation. La modélisation de la distribution spatiale des mâles porte à l'attention, aussi bien qu'elle synthétise, un ensemble de relations se rapportant à la reproduction chez cette espèce. Bien que la capacité à montrer d'une équation mathématique soit dépendante, dans une certaine mesure, des représentations qu'elle rend possible, elle ne peut pas être assimilée à aucune de celles-ci. La fonction de monstration est en quelque sorte distribuée entre les diverses interprétations possibles du modèle. De plus, la structure développée par Parker présente un intérêt supplémentaire en raison des manipulations qu'elle permet de réaliser. Pour apprécier cette fonction de manipulation, ainsi que les prédictions qu'elle rend possibles, il faut nous intéresser aux représentations, du premier et second ordre, qu'elle implique. La

²⁹¹ Parker, G. A., 1970a, p. 225.

²⁹² Voir, par exemple, la synthèse des principes de la théorie de la distribution libre idéale et les développements proposés pour rendre compte de certains des écarts par rapport à l'optimum dans Tregenza, T., Parker, G. A. et Thompson, D. J., 1996.

²⁹³ Grâce aux importants travaux de Parker, la mouche scatophage est devenue un véritable « modèle de l'étude de » pour traiter de problématiques concernant le caractère évolutif du comportement. L'espèce est la première introduite comme « système modèle » dans la recension compilée par Dugatkin (Parker, G. A., 2001).

première représentation est celle qui ressort de la description écrite que nous avons donnée de la modélisation. Sommairement, la distribution des mâles sur le territoire de leur reproduction s'effectue en fonction de la densité des compétiteurs, et prend en compte les différences de taux de gain entre les compartiments aussi bien que les différents temps de manipulation des femelles qu'impliquent les trois stratégies. Pour accéder à une représentation du second ordre, celle du premier ordre doit être intentionnellement manipulée. En fait, il s'agit d'altérer un aspect de la modélisation pour prendre la mesure des modifications entraînées. Un exemple mérite d'être développé pour illustrer ce en quoi consiste la manipulation. D'abord, d'après la modélisation de Parker, il est possible d'obtenir une estimation assez précise du nombre de mâles de mouche scatophage dans un compartiment (la zone herbeuse par exemple) à partir d'un décompte du nombre de mâles présents dans l'autre compartiment (sur la bouse). Cette démarche s'avère très simple puisque c'est l'une des fonctions de la modélisation que de montrer la corrélation des densités de mâles dans chacun des compartiments. Par la manipulation de la représentation de premier ordre, il est possible de nous interroger quant à la cause des éventuels écarts par rapport à la densité de mâles attendue dans la zone herbeuse. Si cette zone entourant la bouse possède des caractéristiques particulières (herbes longues, terre battue, etc.), il devient intéressant de tenter d'inférer comment un aspect de l'environnement affecte le comportement de la mouche scatophage jaune ou, à tout le moins, la distribution spatiale des mâles. Il s'agit là d'une représentation de second ordre, qui découle de l'usage non pas du modèle, mais de l'usage de la modélisation. La possibilité même de ce genre de manipulation semble implantée par l'hypothèse, à la base de la construction initiale du modèle par Parker, qui postule la maximisation de l'aptitude phénotypique individuelle des mâles. Cette hypothèse initiale, qui s'exprime dans l'égalité essentielle $r_d(t) = r_g(t)$, demeure enracinée dans la structure de la modélisation. Trois brèves remarques sur le cas d'étude s'imposent en regard de cette constatation. D'abord, la démarche de Parker illustre bien la nécessité d'avoir recours à une représentation des faits, globale et synthétique, pour élaborer un modèle. Ensuite, le fait que Parker n'ait pas lui-même effectué de prédiction n'altère en rien la capacité à manipuler une représentation de sa modélisation. Cela nous renseigne plutôt sur le déroulement historique de ses investigations. Finalement, ce cas illustre qu'il n'est pas possible d'associer la modélisation, en tant que mode d'investigation,

à une étape ou à une phase déterminée de la pratique scientifique. En certaines instances, la modélisation est utilisée au terme d'une investigation, pour établir une représentation à partir des données observées ou recueillies. Dans d'autres, la modélisation est utilisée en amont de séries d'expérimentations, et elle permet de préciser l'orientation des travaux.

Sur un plan typologique, la démarche de Parker est superficiellement similaire à celles de Von Frisch et de Tinbergen : l'investigation aborde la question de l'influence de facteurs environnementaux sur un aspect du comportement d'une seule espèce. Même si la modélisation porte sur un équilibre populationnel, et non pas sur le comportement des individus du système, elle n'en contribue pas moins à identifier des stratégies distinctes que chaque mâle peut « décider » d'adopter, en fonction de sa connaissance parfaite de l'état du système. La démarche de Parker n'est évidemment pas mécaniste comme l'étude de la danse des abeilles l'a été. Cependant, parce qu'elle représente le système sous un angle restreint, la modélisation permet d'identifier un ensemble de mécanismes susceptibles d'être investigués. Par exemple, puisque la modélisation suppose une connaissance parfaite de la distribution des ressources et des compétiteurs, l'élucidation des mécanismes impliqués dans la collecte des informations pertinentes présente un certain intérêt.

Aussi, bien que le cadre explicatif de Parker partage avec celui de Tinbergen une référence à l'évolution par la sélection naturelle, les deux démarches n'en demeurent pas moins radicalement distinctes. Contrairement à la démarche de Tinbergen, où il est question d'attester du caractère adaptatif du comportement, celle de Parker vise non pas à identifier une conséquence particulière de la sélection naturelle, mais seulement à décrire un système de phénomènes dans lequel la sélection a joué un rôle. En fait, Parker assume dès le départ le caractère adaptatif de la distribution des mâles. Plusieurs traits du comportement de la mouche sont certainement eux-mêmes adaptatifs, mais le biologiste anglais n'a aucun besoin de s'y intéresser. La seule donnée évolutionniste qui lui importe est le fait que les mâles tendent à maximiser leur taux de gain lors de la reproduction. Au terme de l'investigation, ce que la modélisation permet de décrire, ce sont des caractéristiques de la structure d'un système, où comment les mâles présents sur une parcelle se distribuent dans les différents compartiments définis a priori. Comme dans

l'étude de la séquence de mouvements du poussin, ce qui est étudié est une propriété structurelle du système, et non pas une caractéristique de l'un des éléments qui le constitue. L'investigation de Parker appartient donc à l'approche phénotypique structurale.

Ce type de démarche a connu un important essor dans l'étude du comportement animal. Un très grand nombre de travaux portant sur la question de la maximisation de l'accès à une ressource, sur l'approvisionnement optimal (*optimal foraging*) selon l'expression consacrée, ont été publiés au début des années 1980²⁹⁴. L'enthousiasme pour les modèles d'approvisionnement a cependant été l'objet de nombreuses critiques vers la fin de cette décennie, et au début de la suivante, essentiellement en raison de l'excessive simplification du système naturel nécessaire à leur construction²⁹⁵ et de l'adaptationnisme sur lequel ils semblent s'appuyer²⁹⁶. Avec les années, les constructions théoriques se sont davantage inspirées des travaux empiriques, si bien que les modèles d'approvisionnement optimal sont plus complexes, mais correspondent davantage à ce qui est observé sur le terrain. Dans la pratique actuelle de l'écologie comportementale, l'approche phénotypique structurale occupe une place déterminante. Nous verrons, plus loin, que ce type d'approche est utilisé sur des systèmes de structures différentes, que ces structures impliquent un large groupe d'individus comme dans le présent cas d'étude, un seul individu devant résoudre un compromis de nature économique (théorème de la valeur marginale) ou des stratégies concurrentes dans la réalisation d'une activité (théorie des jeux).

4.7 Cas 6 : L'étude de la manipulation parasitaire par Manuel Berdoy

Bien que les cycles parasitaires complexes soient des systèmes de phénomènes connus depuis longtemps, et qu'il paraît indéniable que la succession d'événements qu'ils impliquent est issue d'un processus évolutif, la démonstration que la sélection naturelle peut effectivement avoir prise sur le cycle du parasite demeure relativement récente. L'un des premiers mécanismes de nature adaptative à avoir été mis en évidence est celui de la

²⁹⁴ Gross, M. R., 1994, p. 359, et Perry, G. et Pianka, E. R., 1997, p. 361.

²⁹⁵ Perry, G. et Pianka, E. R., 1997, p. 361.

²⁹⁶ Orzack, S. H. et Sober, E., 2001, p. 12.

manipulation parasitaire²⁹⁷. De façon schématique, il s'agit du fait qu'un parasite altère le phénotype d'un hôte intermédiaire de sorte que les rencontres de celui-ci avec un hôte définitif (l'hôte dans lequel se reproduit le parasite) soient augmentées. La manipulation du comportement ou du phénotype de l'hôte par le parasite engendre donc un gain en aptitude phénotypique, comme le postule le principe du phénotype étendu, présenté par Dawkins²⁹⁸. Dans le cas classique présenté par William Bethel et John Holmes, l'hôte intermédiaire, une crevette d'eau douce (*Gammarus lacustris*) voit sa tendance à la photophobie altérée lorsqu'il est parasité par une larve d'acanthocéphale (genre *Polymorphus*)²⁹⁹. Il en résulte un changement de distribution du gammare infecté dans l'environnement aquatique, augmentant ainsi les risques de prédation par des oiseaux. Une fois ingérée, la larve d'acanthocéphale atteint sa maturité et se reproduit dans l'intestin de l'hôte définitif. Les œufs sont alors évacués dans les fèces, pouvant ainsi être à leur tour ingérés par des crevettes d'eau douce saines.

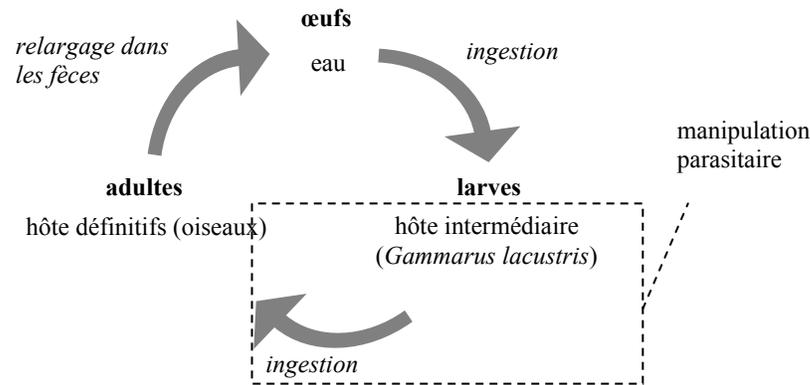


Figure 5 : Représentation schématique du cycle de reproduction complexe d'un parasite dans le système *Polymorphus* – *Gammarus lacustris* – oiseaux.

²⁹⁷ Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F., 2005b, p. 487.

²⁹⁸ La notion de phénotype étendu désigne la fabrication ou l'altération d'éléments avec lesquels interagit l'organisme, et grâce auxquels le gène égoïste augmente le nombre de ses copies. Autrement dit, le phénotype étendu regroupe des caractères qui, bien qu'ils ne fassent pas partie de l'organisme en question, n'en contribuent pas moins à son aptitude phénotypique. La toile de l'araignée, le barrage des castors ou le nid d'un oiseau constituent des exemples classiques de phénotypes étendus. Dawkins aborde directement la question de la manipulation parasitaire (Dawkins, R., 1999, pp. 216-220).

²⁹⁹ Bethel, W. M. et Holmes, J. C., 1973.

Par rapport à ces travaux historiques de Bethel et Holmes, le cas de manipulation parasitaire investigué par Manuel Berdoy et ses collaborateurs présente un attrait supplémentaire pour une étude de cas. D'abord, parce qu'ils concernent des vertébrés supérieurs, ces travaux situent le thème de la manipulation parasitaire en plus étroite proximité avec une espèce particulière, qu'il ne faut surtout pas perdre de vue dans nos considérations au sujet du comportement animal, l'homme. Ensuite, ce cas d'étude présente l'avantage de pouvoir être exposé de façon simple et intuitive pour le lecteur. Même s'il importe de demeurer prudent à leur égard, les images possèdent un caractère didactique indéniable.

Le parasite auquel s'intéresse Berdoy, la toxoplasmose (*Toxoplasma gondii*), est un protozoaire intracellulaire à cycle complexe qui peut infecter tous les mammifères. Cependant, en dépit de ce réservoir important d'hôtes, il s'avère que seul le chat (*Felis catus*) constitue l'hôte définitif du parasite. Plus précisément, le chat, qui peut être infecté soit en ingérant directement des œufs soit en consommant une proie contaminée, est le seul mammifère répertorié dans lequel les œufs du parasite sont évacués à travers les fèces³⁰⁰. Ce qui est particulièrement intéressant avec le cas de manipulation étudié par Berdoy est le fait que le parasite semble altérer de façon radicale un nombre restreint de traits phénotypiques de l'un de ses hôtes intermédiaires, le rat surmulot (*Rattus norvegicus*). En effet, alors que les rats sains affichent une nette aversion pour l'odeur des chats, évitant les zones où ils en perçoivent la présence, les individus parasités semblent au contraire y être attirés³⁰¹. C'est précisément l'hypothèse qu'ont entreprise de tester Berdoy et ses collaborateurs. Le dispositif expérimental mis en place est d'une grande simplicité. Il s'agit de mesurer la différence, entre des individus sains et des individus parasités, de préférences et d'aversion envers des stimuli olfactifs. Les investigateurs exposent donc les rats à quatre odeurs simultanément : l'odeur de la litière de l'animal, l'odeur de litière fraîche, l'odeur de litière fraîche traitée avec de l'urine de chat diluée et l'odeur de la paille fraîche traitée avec de l'urine non diluée de lapin³⁰². L'hypothèse de la manipulation phénotypique du rat a

³⁰⁰ Berdoy, M., Webster, J. P. et Macdonald, D. W., 2000, p. 1591.

³⁰¹ Ibid., p. 1591.

³⁰² Ibid., p. 1592.

ainsi pu être confirmée par la préférence marquée des individus parasités pour l'odeur du chat.

Ce sixième cas illustre bien, une nouvelle fois, l'intrication des deux modes d'investigation que sont l'expérimentation et la modélisation dans la démarche expérimentale. Comme pour les cas d'étude qui précèdent, nous allons maintenant nous intéresser à la place qu'occupe la modélisation dans l'étude de la manipulation parasitaire. D'abord, le modèle à la racine de cette investigation est celui du cycle parasitaire complexe, déjà fort étudié au cours des dernières décennies. Il est généralement admis que, pour un parasite, le fait de posséder un hôte intermédiaire représente une formidable contrainte sur le plan évolutif. La manipulation d'un trait phénotypique ou comportemental de cet hôte est l'un des mécanismes qui ont évolué au cours de la mise en place du cycle parasitaire³⁰³. Etant donné que la toxoplasmose est un protozoaire à cycle complexe, il est donc légitime que Berdoy s'intéresse à l'éventuelle manipulation de l'un des hôtes intermédiaires importants du cycle. Un deuxième modèle, celui de la manipulation comportementale, intervient alors dans l'investigation. Berdoy l'interprète selon les termes du système de phénomènes toxoplasmose-rat-chat.

Dans la représentation que confère le modèle, toutes les entités impliquées correspondent à des entités du monde naturel. En revanche, bien qu'il soit possible d'attribuer un caractère causal à toutes les relations entre ces entités, le statut de l'une d'elles demeure problématique. En effet, la manipulation du comportement de l'hôte intermédiaire par le parasite se présente comme une relation complexe, dont la définition même demeure au centre de l'investigation des cycles parasitaires complexes³⁰⁴. Bien que des efforts aient été effectués afin de cerner en quoi consiste cette manipulation, ou pour définir des conditions minimales permettant d'attester de sa présence effective dans un cycle complexe³⁰⁵, la relation causale ne se laisse pas aisément démontrer. C'est pour cette

³⁰³ Poulin, R., 1995, p. 1371.

³⁰⁴ Voir, par exemple, les discussions de Combes, C., 1991, Webster, J. P., Gowtage-Sequeira, S., *et al.*, 2000, et Edelaar, P., Drent, J. et de Goeij, P., 2003.

³⁰⁵ Poulin identifie quatre conditions nécessaires pour que le système soit considéré comme un cas de manipulation parasitaire adaptative. « Les modifications du comportement de l'hôte après infection peuvent

raison que les investigateurs intéressés par le sujet s'efforcent de discriminer l'effet de la manipulation par le parasite de l'effet de sa seule présence. Il importe de distinguer si l'altération du comportement, à travers l'augmentation de la prédation par exemple, doit être attribuée à un mécanisme adaptatif du parasite, ou aux perturbations de l'organisme de l'hôte parasité. Dans le cas de l'investigation de Berdoy, il semble néanmoins évident que le protozoaire *cause* une altération du comportement du rat surmulot et ce, même si le mécanisme neurophysiologique de l'altération n'est pas complètement élucidé. L'usage du modèle de la manipulation parasitaire par ces auteurs ne permet pas le moindre doute.

De la même façon que pour les autres modélisations dont nous avons jusqu'ici traité, la représentation de leur système toxoplasmose-rat-chat montre, aussi bien qu'elle le synthétise, un système de phénomènes naturels complexe. En fait, la représentation accomplit si bien les fonctions de monstration et de synthèse qu'elle paraît pouvoir être citée comme cas d'école. Cependant, la représentation ne semble pas pouvoir être manipulée afin de générer une représentation de second ordre.

Avant de quitter cet ultime cas d'étude, il nous faut encore nous pencher sur le type d'approche auquel il participe. Il importe de mentionner que l'investigation de Berdoy porte sur des individus, et non pas sur un système de relations entre des entités abstraites, comme les mouches scatophages de Parker. Berdoy s'efforce de montrer que le comportement du rat surmulot est altéré lorsqu'il est infecté par la toxoplasmose. Il ne s'agit pas d'arriver à une description de la structure du système, mais seulement d'attester de la présence d'un effet, d'une conséquence du cycle parasitaire complexe. Ce cas d'étude ne participe donc pas d'une approche phénotypique structurale. Si l'approche demeure néanmoins de type phénotypique, doit-elle être considérée mécaniste ou adaptationniste ? La question est délicate à trancher puisque, bien que Berdoy s'intéresse à un trait adaptatif du protozoaire, il en démontre la présence par la seule altération des préférences et aversions de l'hôte intermédiaire. Même s'il est admis que certains parasites manipulent

être considérées comme adaptatives si : 1° elles sont complexes ; 2° elles affichent des signes d'une conception, ou d'un design, téléologique ; 3° Ces modifications sont plus certainement adaptatives si elles sont apparues de façon indépendantes dans plusieurs lignées de différents hôtes ou de parasite ; 4° Elles augmentent l'aptitude phénotypique de l'hôte ou du parasite (Poulin, R., 1995, p. 1371). Les conditions 1°, 2° et 4° semblent remplies dans l'investigation de Berdoy.

leurs hôtes afin d'augmenter leur aptitude phénotypique, l'expérimentation effectuée ne permet pas de confirmer que la toxoplasmose retire le moindre avantage (meilleure transmission par exemple) du fait que les rats infestés sont attirés par l'urine de chat. Cette partie ne figure pas dans l'investigation et, à notre sens, son absence affaiblit considérablement la démonstration de l'auteur. En fait, celui-ci se revendique d'une approche phénotypique adaptationniste, alors qu'en réalité, son approche demeure essentiellement mécaniste. Ce cas d'étude semble donc plus proche de celui de Von Frisch que de celui de Tinbergen. Attardons-nous un instant sur ce point, il nous permettra de mettre en évidence l'une des démarches de la pratique contemporaine de l'écologie comportementale.

Des travaux récents ont montré que l'attirance des rats et des souris aux phéromones du chat est spécifique, c'est-à-dire que les capacités physiques et cognitives de ces organismes ne sont pas affectées, et que leur comportement à l'égard d'autres stimuli aversifs n'est pas non plus altéré³⁰⁶. Ces résultats confirment donc ceux de Berdoy, mais sans pour autant démontrer l'éventuel gain en aptitude phénotypique du parasite. Pour que ce gain soit directement attesté, il faudrait observer une augmentation de la transmission du parasite en comparant les taux de prédation de rats sains et de rats infectés³⁰⁷. Puisque cette expérimentation présente une contrainte éthique importante (est-ce que la confirmation de l'hypothèse justifie la mise en scène du sacrifice des rats ?), il est possible que la confirmation empirique ne soit jamais obtenue par cette voie. Est-ce pour autant assumer que la manipulation comportementale du rat par la toxoplasmose est destinée à demeurer une simple hypothèse ? Dans le même sens, est-ce aussi assumer qu'il ne sera pas possible, pour des raisons éthiques entre autres, de confirmer des hypothèses de manipulation comportementale chez d'autres espèces de mammifères, et notamment chez l'homme ? Rien n'est moins certain car de plus en plus de cas de manipulation parasitaire sont démontrés (aussi bien l'altération du comportement de l'hôte que le gain en aptitude phénotypique du parasite), et la meilleure compréhension des mécanismes neurophysiologiques impliqués permettra d'effectuer des projections et des comparaisons

³⁰⁶ Vyas, A., Kim, S.-K., *et al.*, 2007, p. 6445.

³⁰⁷ *Ibid.*, p. 6445.

interspécifiques. La congruence des mécanismes et phénomènes impliqués dans la manipulation comportementale ne constitue pas, à proprement parler, une confirmation empirique. Mais elle permet néanmoins de construire la plausibilité d'une hypothèse, de la faire cheminer vers le statut de fait scientifique. C'est en ce sens que les travaux sur le thème de la manipulation parasitaire sont représentatifs de la démarche de l'écologie comportementale, comme de celle de l'ensemble de la biologie évolutive. La capacité de l'écologie à démontrer une fonction adaptative repose sur la compréhension des mécanismes (biochimiques, physiologiques, neurophysiologiques, comportementaux, populationnels et autres) impliqués par celle-ci. Il semble approprié d'inscrire le travail de Berdoy dans cette veine, et de considérer que celui-ci participe d'une approche phénotypique adaptationniste.

4.8 Quelles approches pour l'étude du comportement animal en milieu naturel ?

Notre analyse de ces six cas d'étude a permis d'exposer des approches suffisamment différentes pour nécessiter des appellations distinctes. Il n'est sans doute pas inutile d'effectuer un retour sur les critères que nous avons utilisés pour identifier les façons d'étudier le comportement animal. D'autant plus que les étiquettes que nous avons attribuées n'ont de véritable raison d'être que dans un contexte épistémologique élargi. Ainsi, bien qu'elles ne servent que très accessoirement notre descriptions des cas d'étude, ces étiquettes s'avèrent indispensables pour ordonner les différentes approches utilisées dans l'investigation du comportement animal. Il ne s'agit bien sûr pas de procéder à l'élaboration d'une classification de ces approches à partir de seulement six exemples de travaux. La démarche serait aussi prétentieuse qu'incomplète. Par contre, en rendant plus explicites les critères de partition auxquels nous avons eu recours, nous espérons mettre en évidence des types d'investigation complémentaires, mais néanmoins indépendants les uns des autres. Cette démarche d'identification et de mise en ordre des approches doit être appréciée pour ce qu'elle est : l'ébauche d'un outil qui nous servira à appréhender la notion de comportement animal dans la pratique de l'écologie comportementale.

D'abord, le résultat de notre attribution d'étiquettes aux cas d'étude analysés impose un premier constat fort : cinq exemples sur six ont été associés à l'approche phénotypique. Le sixième exemple, celui impliquant Lorenz, a été associé à l'approche comparative au prix d'une légère distorsion, et pour une fin bien précise. Nous y reviendrons. Dans l'immédiat, il semble opportun de nous intéresser à la classe la plus importante d'un point de vue numérique, et aux déclinaisons qu'elle comporte. En première approximation, l'étiquette « approche phénotypique » regroupe les démarches dédiées à la compréhension des interactions de traits comportementaux d'un organisme avec des éléments de son environnement. Le trait comportemental, au même titre que la couleur du plumage, est une caractéristique identifiée par abstraction depuis un phénomène plus complexe. Ce trait est dit phénotypique parce qu'il désigne l'expression d'une caractéristique spécifique de l'organisme. Comme nos cas d'étude l'ont illustré, il n'y a pas de niveau d'organisation, ou de degré de complexité, privilégié pour identifier des traits comportementaux. L'approche phénotypique inclut donc toutes les démarches qui visent à comprendre les relations dans lesquelles des entités comportementales sont impliquées, qu'il s'agisse d'interactions entre un individu et des éléments de son environnement naturel (Von Frisch, Tinbergen, les Dawkins et Berdoy), d'interactions entre individus (Von Frisch), des conséquences de l'interactions entre des éléments d'une population (Parker) ou autres.

Néanmoins, au fil de notre analyse des cas d'étude, il est apparu assez rapidement que plusieurs des démarches rangées sous l'étiquette d'approche phénotypique portent en fait sur des types différents d'interactions comportement-environnement (naturel ou social). Celles qui sont le plus simplement appréhendées restent certainement les interactions de type mécaniste. Dans ces cas, une caractéristique de l'environnement déclenche un effet sur l'organisme (le trait comportemental) et, lorsque l'investigation est imposante comme celle de Von Frisch, il est possible d'introduire un troisième élément à la chaîne causale (l'abeille qui observe la danse effectuée et qui réagit à ce qu'elle perçoit). D'une façon générale, l'approche phénotypique mécaniste n'a pas d'autres objectifs que de décrire le comportement en termes de successions réglées de causes et d'effets.

La déclinaison adaptationniste de l'approche phénotypique consiste à étudier le caractère adaptatif d'un trait. Pour procéder, l'investigateur formule une hypothèse adaptationniste et, afin de la vérifier, il entreprend d'établir une relation entre la forme particulière du trait et l'aptitude phénotypique de l'organisme. Pour ce faire, l'investigateur doit mettre en place une stratégie expérimentale lui permettant de tester la contribution du trait à la reproduction et à la survie de l'organisme. En utilisant des hypothèses contrefactuelles, l'investigateur peut démontrer, d'une part, que l'adaptation présumée participe vraiment à l'augmentation de l'aptitude phénotypique et, d'autre part, qu'elle augmente effectivement l'aptitude phénotypique en regard des conditions environnementales appropriées³⁰⁸. Dans les cas d'étude que nous avons abordés, Tinbergen et Berdoy montrent tous deux que l'adaptation présumée par leurs travaux est dirigée afin de contribuer à l'augmentation de l'aptitude (la mouette rieuse enlève de son nid les objets susceptible d'attirer l'attention des prédateurs ; le parasite modifie le comportement du rat afin d'augmenter la fréquence de rencontre de l'hôte définitif. Comme nous avons vu, seuls les travaux de Tinbergen confirment expérimentalement que le comportement étudié augmente effectivement l'aptitude. Pour démontrer l'une et l'autre facette d'une adaptation, l'investigateur traduit son raisonnement adaptatif dans les termes de l'approche mécaniste. C'est le contraste entre les mécanismes causaux observés dans la nature et les mécanismes causaux résultant d'un travail « d'ingénierie phénotypique »³⁰⁹ –l'instanciation d'hypothèses contrefactuelles en fait– qui confirme ou infirme le caractère adaptatif du trait. Pour schématiser, l'approche phénotypique adaptationniste est une approche mécaniste dirigée par une hypothèse adaptationniste.

Contrairement aux versions mécaniste et adaptationniste, les phénomènes qui sont appréhendés avec l'approche phénotypique structurale ne sont pas des traits comportementaux directement observables chez l'organisme. Ce sont plutôt des

³⁰⁸ Nous reviendrons longuement sur cette question à la section 6.4

³⁰⁹ L'ingénierie phénotypique désigne « [...] la manipulation expérimentale de génotypes ou de phénotypes pour modifier les valeurs naturelles de la distribution de la variance et de la covariance phénotypiques. » L'usage de l'ingénierie phénotypique permet 1° d'augmenter une variance phénotypique qui serait trop faible pour la détection de certains types d'effets sélectifs et 2° de séparer la variation de deux traits de manière à ce qu'elles ne soient pas confondues et qu'il soit possible de séparer le rôle causal de chaque trait sur l'aptitude phénotypique (Travis, J. et Reznick, D. N., 1998, p.450).

phénomènes qui structurent les comportements observés. Par exemple, dans le travail des Dawkins, l'étude des mouvements d'une séquence a pour objectif d'éclairer la structure du processus décisionnel impliquée dans l'abreuvement des poussins. Dans celui de Parker, la distribution libre et idéale des mâles montre la structure économique du processus décisionnel impliquée dans la reproduction. Dans les deux cas, il s'agit d'étudier une structure d'interactions entre les éléments d'un système afin d'être en mesure de comprendre les règles présidant à son organisation. En ce sens, cela importe peu que l'approche structurale s'intéresse à la structure de systèmes neurophysiologiques ou écologiques. Ce qui compte, c'est qu'elle confère à l'investigateur une perspective cohérente sur le comportement, et qu'elle permette de concevoir un ensemble de relations difficilement accessibles avec l'étude des seuls éléments individuels du comportement.

Pour le deuxième grand type d'approche que nous avons identifié au cours de ce chapitre, l'approche comparative, l'écologie s'intéresse à la même interaction comportement-environnement chez plus d'une espèce. De fait, puisqu'il est essentiel de circonscrire de façon appropriée une interaction avant de procéder à sa comparaison, cette approche s'appuie massivement sur une démarche de type phénotypique. Néanmoins, et malgré cette relation de dépendance qui les associent, il ne semble pas approprié de considérer ces approches comme deux variations autour d'un même thème. D'abord, ce ne sont pas toutes les observations phénotypiques particulières qui engendrent des résultats pouvant être utilement comparés. Puisque la comparaison interspécifique a pour projet soit d'identifier des adaptations soit d'apprécier la coévolution de deux ou plusieurs traits, le choix des phénomènes à comparer est contraint par leur pertinence phylogénétique et par les objectifs de l'investigateurs. Aussi, les outils de comparaison imposent certaines contraintes quant aux phénomènes pouvant être comparés. Plus les traits comportementaux étudiés sont complexes, sujets à être modifiés par un nombre important de variables, et plus les exigences sur la méthode de comparaison sont élevées. Si l'approche comparative utilise des phénomènes comportementaux qui sont aussi étudiés à travers l'approche phénotypique, les inférences évolutionnistes qu'elle rend possibles sont inaccessibles à cette dernière.

Finalement, un troisième et dernier type d'approche utilisé dans l'étude du comportement animal doit encore être introduit : l'approche par réduction. Dans cette approche, les variations d'un aspect du comportement sont corrélées à des variations observées à un niveau biologique inférieur, sans qu'il ne soit possible d'établir, au moment où l'investigation est conduite, le réseau de relations causales qui unit les deux niveaux. A toute fin pratique, tous les niveaux inférieurs à celui de l'activité neuro-motrice ne peuvent être reliés causalement aux mouvements, actions et activités animales que de façon partielle et schématique. C'est l'approche par réduction qui intègre ces niveaux « causalement éloignés » à l'investigation du comportement animal. Puisque nous n'avons pas inclus de cas d'étude présentant ce troisième type d'approche, il semble indispensable de d'introduire un exemple simple et parlant.

Il concerne la sélection artificielle de la polyandrie (l'appariement avec plus d'un mâle) chez le lepidoptère *Spodoptera exigua*³¹⁰. Dans cette étude, les auteurs ont exploité la variation naturelle du degré de polyandrie pour sélectionner deux lignées, l'une affichant un haut niveau d'appariement des femelles, l'autre affichant un bas niveau. Après six générations de sélection, les niveaux de polyandrie des lignées atteignent 90% et 25%, respectivement. Par la suite, des expériences d'hybridation avec ces lignées permettent de montrer que la polyandrie chez cette espèce est un trait autosomal, polygénique et héritable. Bien que ces travaux n'identifient aucun des gènes impliqués, ils n'en démontrent pas moins la corrélation d'un trait du comportement avec le génotype de l'espèce et, surtout, ils attestent de l'héritabilité de ce trait.

A notre avis, il s'agit cependant d'une erreur de confiner l'approche par réduction à l'investigation de la relation entre le génotype et certains traits comportementaux. D'autres relations entre le phénotype et des éléments non strictement géniques peuvent également être considérées dans une approche par réduction. Nous pensons ici à certains patrons de méthylation de l'ADN qui, contrairement à la majorité des formes de marquage épigénétique, ne sont pas perdus lors de la méiose (la division d'une

³¹⁰ Torres-Vila, L. M., Rodríguez-Molina, M. C., *et al.*, 2001. L'article a été porté à notre attention dans Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A., 2008, pp. 79-80.

cellule germinale en quatre gamètes). Bien que cela n'ait pas encore été démontré pour un comportement animal, plusieurs modifications des patrons de méthylation qui affectent le phénotype d'un organisme se sont avérées héréditaires d'une génération à l'autre³¹¹. Par exemple, la transmission héréditaire d'un patron de méthylation induit artificiellement a été associée à une augmentation importante de l'infertilité chez des rats mâles³¹². Il ne peut donc être exclu que ce type de modification phénotypique héréditaire procure une base sur laquelle la sélection naturelle opère.

Avant de nous détourner du thème des approches, il apparaît instructif de nous intéresser à la façon dont certains auteurs apprécient la diversité des démarches utilisées dans l'investigation du comportement animal. Nous nous attarderons sur trois exemples. Le premier de ceux-ci est le texte fondateur de la discipline, la première édition de *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, de Krebs et Davies (1978). Dans ce recueil de contributions, les auteurs ne s'attardent pas à identifier explicitement des types de démarche dans l'investigation du comportement animal. Néanmoins, du chapitre d'introduction à l'ouvrage, il est possible d'inférer des types distincts d'approches. Krebs et Davies considèrent que l'écologie comportementale a émergé de quatre écoles de pensée : l'approche comparative, les idées de sélection de parentèle et d'aptitude phénotypique inclusive, les expériences de terrain s'intéressant à la valeur de survie des comportements et la théorie de l'approvisionnement optimal³¹³. Bien que leur importance soit soulignée au passage, l'approche comparative et les expériences portant sur la valeur de survie (l'approche phénotypique adaptationniste selon notre classification) sont traitées de façon secondaire dans l'ouvrage. Pour les deux auteurs, et c'est en fait ce qui apporte une certaine unité à *Behavioural Ecology*, ce que nous avons désigné par l'épithète d'approche phénotypique structurale constitue l'approche essentielle de l'écologie comportementale. Le fait que cette approche soit déclinée en deux facettes, l'une d'inclinaison génétique (la

³¹¹ Richards, E. J., 2006, p. 397.

³¹² Anway, M. D., Cupp, A. S., *et al.*, 2005, p. 1466. L'induction du patron de méthylation a été réalisée avec le vinclozolin, un fongicide utilisé dans l'industrie du vin. Le composé antiandrogénique a été administré à la femelle pendant la gestation de la génération F1. Les mâles des générations F1 à F4 (dernière génération testée) affichent des diminutions similaires de l'infertilité.

³¹³ Krebs, J. R. et Davies, N. B., 1978b, pp. 2-3.

sélection de parentèle et la sélection sexuelle) et l'autre d'inclinaison économique (l'approvisionnement optimal), mobilisera plus loin notre attention. Dans la quatrième et dernière édition de l'opus (1997), l'ensemble des approches que nous avons décrites sont utilisées et, à plusieurs égards, l'approche phénotypique structurale occupe une place réduite par rapport à la première édition.

Le second exemple, dans l'ordre chronologique, est une courte réflexion épistémologique publiée deux ans après l'ouvrage de Krebs et Davies. Dans un article méconnu, Jacques Gervet présente une classification tripartite des approches du comportement dans la pratique qui lui est contemporaine³¹⁴. D'abord, ce qu'il définit comme l'approche réductive désigne la neurophysiologie et la physiologie du comportement. Ensuite, l'approche fonctionnelle concerne l'étude de la valeur adaptative du comportement, et prend ainsi en considération les facteurs écologiques pertinents. Finalement, l'approche structurale procède en établissant la description des relations entre les entités d'un système naturel. Gervet range dans cette classe les investigations s'appuyant sur une conception économique de l'évolution par la sélection naturelle. Il est intéressant de noter que cette tripartition des approches déployées pour l'étude du comportement correspond exactement aux trois types d'approche phénotypique que nous distinguons. En revanche, Gervet ne fait aucune mention de l'usage des comparaisons interspécifiques (l'approche comparative) et de l'élaboration de corrélations entre des aspects du comportement et le génotype de l'espèce (l'approche par réduction).

Pour terminer et clore ce chapitre, le troisième exemple qu'il importe de souligner est celui, proposé par Frank Cézilly, qui a directement inspiré le schème de notre propre classification³¹⁵. Notre conception présente cependant deux différences importantes par rapport à celle de cet auteur. La première concerne ce que nous identifions avec lui sous l'appellation d'approche phénotypique. Alors que Cézilly ne considère que la déclinaison structurale de l'approche phénotypique, nous avons souhaité y introduire aussi un aspect strictement mécaniste et un autre strictement adaptationniste. Cette différence de traitement,

³¹⁴ Gervet, J., 1980, pp. 307-310.

³¹⁵ Proposé dans Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A., 2008.

à notre avis, découle essentiellement d'une différence dans les objectifs de nos analyses respectives de la démarche écologique. A certains égards, l'identification des déclinaisons mécanistes et adaptationnistes ne sert que l'investigation historique et épistémologique de l'étude du comportement. Ces déclinaisons ne sont plus présentes à l' « état pur » dans l'écologie comportementale contemporaine, mais au contraire intégrées dans les autres types d'approches. Il est donc aisé de comprendre pourquoi le coauteur d'un manuel sur le domaine a choisi de ne pas les distinguer. Le second élément qui différencie notre classification de celle de Cézilly concerne la catégorie « approche par réduction », que l'auteur identifie par l'expression d'approche génétique. Cette emphase sur la sphère génétique n'est pertinente que dans la mesure où il n'est question que de l'héritabilité des déterminants du comportement. Or, il nous semble que l'approche par réduction ne doit pas spécifier une ontologie des entités qu'elle permet d'étudier, mais plutôt une méthodologie. Sur ce plan, il n'y a pas de raison de considérer distinctes les corrélations du comportement avec des éléments du génotype, de la régulation épigénétique (dont certains éléments sont héréditaires³¹⁶), de la sécrétion hormonale, voire même avec des éléments de l'activité électrique d'un système nerveux. Il va de soi que ces différents paliers peuvent aussi être corrélés avec le niveau génétique, mais cette seconde étape n'est indispensable que dans l'investigation des processus évolutifs en cours. Elle n'est pas requise a priori pour l'étude du comportement animal.

³¹⁶ Pigliucci, M., 2007.

Chapitre V

Objets et méthodes

5.1 Introduction

A la suite de ces analyses de travaux types effectués dans chacune des disciplines, il convient maintenant de nous intéresser aux similitudes et aux différences épistémologiques principales qui distinguent l'éthologie classique de l'écologie comportementale. Ces distinctions peuvent être entrevues selon deux dimensions complémentaires, l'une technique et l'autre épistémologique. Ainsi, il importe de nous attarder, d'une part, à l'aspect technique et technologique de l'investigation pour chacune des disciplines. Considérant que l'une d'entre elles s'est dissoute près de deux décennies avant que l'autre ne prenne forme, d'importantes innovations sont attendues en ce qui a trait à l'usage des dispositifs scientifiques. D'autre part, au regard des avancées qui ont eu lieu dans l'ensemble des domaines scientifiques, plusieurs motifs incitent à rechercher une inflexion significative dans le recours à l'expérimentation et à la modélisation pendant cette période. L'essentiel de cette section sera consacrée à étayer cette hypothèse.

5.2 Distinctions d'ordre technique

Depuis les observations de Lorenz jusqu'à celles de Berdoy, les cas abordés les plus éloignés sur un plan chronologique, l'aspect technique de l'investigation s'est

considérablement enrichi dans l'ensemble des domaines scientifiques. Ainsi, il apparaît assez légitime de considérer que ces progrès ont, à plusieurs égards, transpiré dans l'étude du comportement animal. Les deux disciplines que nous avons circonscrites au second chapitre devraient donc livrer un témoignage assez direct de ce changement. C'est bien ce que semble attester la comparaison des cas d'étude propres à chacune des disciplines. A ce titre, les travaux de Lorenz sur l'imprégnation se révèlent d'une simplicité exemplaire. Le dispositif expérimental qu'il emploie demeure minimal, se limitant à ce qui est nécessaire pour l'élevage d'oiseaux et l'entretien d'une volière. Dans ses investigations de la communication des abeilles, Von Frisch utilise des dispositifs à peine plus élaborés. En fait, puisqu'il s'intéresse à des questions mieux cernées, plus fines selon le point de vue mécaniste, il doit faire appel à une méthodologie plus perfectionnée, susceptible de lui permettre d'éliminer certains facteurs confondants, et d'isoler les caractéristiques d'intérêt. Outre le besoin d'une plus grande précision expérimentale (des solutions calibrées afin de mesurer l'importance de la sucrosité dans la communication), Von Frisch doit aussi avoir recours à des objets techniques lui permettant d'étendre ses propres capacités d'observation. En effet, les abeilles étant des organismes de faible taille et vivant en groupes nombreux, des dispositions particulières doivent être prises pour réaliser des observations reproductibles. Von Frisch fait donc appel à des instruments lui permettant de dénombrer automatiquement les individus atteignant un certain endroit (détecteurs photoélectriques), ou d'observer les individus et leurs danses à l'intérieur même de la ruche (ruches d'observation).

D'une manière générale, les dispositifs d'observation et d'expérimentation ont une présence beaucoup plus marquée en écologie comportementale. Pour l'observation des phénomènes, les moyens électroniques se sont considérablement développés depuis les simples cellules photoélectriques de Von Frisch. Non seulement ces moyens sont-ils devenus plus accessibles au début de l'écologie comportementale, mais, aussi, leur précision et leur convivialité n'ont cessé de progresser. Il semble important de souligner que ces avancées techniques, surtout dans le domaine de l'observation, ne s'incarnent pas seulement dans une plus grande accessibilité économique du matériel, même si, au demeurant, il s'agit d'un processus d'évolution important pour la science. En fait, les

progrès de la technique se mesurent surtout par les possibilités de réalisation supplémentaires qu'elles offrent par rapport aux anciens dispositifs³¹⁷. L'expérience de Berdoy et de ses collaborateurs constitue une illustration simple des possibilités dont disposent maintenant les écologues du comportement par rapport à leurs prédécesseurs³¹⁸.

De façon similaire, plusieurs innovations ont contribué à des développements importants pour l'étude du comportement animal. D'abord, l'introduction du radiopistage (*radio-tracking*) dans les années 60 a décuplé les possibilités d'observation des animaux en milieu naturel. Initialement réservé à l'étude du déplacement des mammifères³¹⁹, en raison de la taille et du poids de l'émetteur, le radiopistage a progressivement été introduit dans l'investigation d'espèces d'oiseau, de poisson, de reptile et même d'insectes³²⁰. Au départ utilisée pour obtenir des informations sur le mode de vie, les périodes d'activité, et le home range³²¹, cette technique a par la suite été mise à contribution dans un large éventail de travaux, allant de l'étude de la dispersion des jeunes depuis le territoire familial, jusqu'à l'étude de la corrélation du déplacement des individus et de leur état physiologique³²². Ensuite, le recours aux outils de la biologie moléculaire, utilisés notamment pour établir les relations de filiation entre les individus d'une population, a représenté un atout important

³¹⁷ Cette emphase mise sur l'innovation technique comme moyen de faire progresser l'investigation, plutôt que sur la seule accessibilité du matériel, trouve un appui dans l'étude contemporaine du phénomène de « l'innovation utilisateur-centré » (*user-centered innovation*). D'après ce thème de recherche, les utilisateurs, parce qu'ils visent à répondre à des besoins d'abord et avant tout personnels, sont des sources d'innovations de plus en plus importantes (von Hippel, E., 2005). Il semble donc y avoir un important mécanisme d'entraînement entre, d'une part, l'accessibilité des dispositifs techniques manufacturés et, d'autre part, les innovations particulières que développent les utilisateurs à partir de ces derniers.

³¹⁸ L'expérience est conduite du crépuscule à l'aube, en milieu clôturé extérieur. Les déplacements des rats sont filmés à l'aide d'une caméra à faible intensité, sous un éclairage contrôlé et auquel les animaux ont été habitués (Berdoy, M., Webster, J. P. et Macdonald, D. W., 2000, p. 1592).

³¹⁹ Sanderson, G. C., 1966, p. 223, fait état des premiers travaux de radiopistage des mouvements de mammifères.

³²⁰ Dans l'une des premières études utilisant cette technique, l'émetteur fixé au dos des porcs-épics d'Amérique (*Erethizon dorsatum*) pesait 50 g (Marshall, W. H., Gordon, W. G. et Schwab, R. G., 1962). A titre de comparaison, les puces d'identification par radiofréquence (*RFID chip*) qui sont fixés au dos de fourmis (*Temnothorax albipennis*) ne pèsent que 8,9 µg (Robinson, E., Richardson, T., *et al.*, 2009). Il importe de souligner que ces puces n'émettent pas de signaux, mais sont simplement détectées de façon individuelle par un détecteur, positionné à l'entrée de la colonie par exemple.

³²¹ Marshall, W. H., Gordon, W. G. et Schwab, R. G., 1962.

³²² Ropert-Coudert, Y. et Wilson, R. P., 2005, apporte plusieurs exemples de travaux, en plus de retracer les grandes étapes du développement de la technique.

pour l'étude de comportements associés aux régimes d'appariement, ou à l'entraide au sein de structures familiales³²³. Finalement, plusieurs innovations intervenant indirectement dans les dispositifs expérimentaux ont elles aussi transformé la démarche scientifique. Il ne suffit que de songer aux capacités actuelles de stockage des données, indispensables à l'ensemble des sciences biologiques, et qui étaient, évidemment, beaucoup plus limitées à l'époque de l'éthologie classique³²⁴. En parallèle au stockage, il faut ajouter les possibilités accrues de partage et d'analyse des données. Par exemple, les méta-analyses de vastes ensembles de données étaient difficilement envisageables avant l'usage généralisé de plateformes informatiques³²⁵.

Au-delà de cette explosion des techniques d'observation et de manipulation de l'information, rapidement intégrées dans l'ensemble des domaines de recherche, le développement de l'écologie comportementale a été considérablement influencé par un autre apport méthodologique capital. Il s'agit de l'usage des statistiques, à la fois comme principe de validation et comme source d'inférences. Cet apport distingue assez nettement les démarches écologique et éthologique : les éthologues classiques, et notamment Tinbergen, n'ont eu que tardivement recours à l'analyse statistique rigoureuse de leurs résultats³²⁶. En effet, puisque la discipline reposait essentiellement, dans sa phase initiale à tout le moins, sur l'observation et la description des phénomènes, il n'apparaissait pas indispensable d'en établir la signification statistique. L'observation minutieuse, inscrite dans l'enthousiasme et le dynamisme d'une nouvelle rencontre des conceptions naturaliste et

³²³ Hughes, C., 1998, fait le point sur l'usage de la biologie moléculaire dans l'investigation de ces deux facettes du comportement des organismes.

³²⁴ Pour une discussion plus complète de l'apport général qu'a entraîné l'informatisation pour les sciences du comportement, voir Church, R. M., 2001, pp. 60-61.

³²⁵ Dans cette ligne de pensée, et même si leur contribution à l'investigation du comportement demeure encore une perspective lointaine, on peut songer aux prouesses techniques et informatiques que requièrent les disciplines en « omique », la génomique, la protéomique, la métabolomique et ainsi de suite. Plus directement en rapport avec l'étude du comportement, l'article de Ord, T. J., Martins, E. P., *et al.*, 2005, effectue une méta-analyse sur la principale base de données des résumés d'étude du comportement animal (*Animal Behavior Abstracts database*) afin de dégager les grandes lignes de l'évolution historique des réseaux de concepts associés au comportement animal.

³²⁶ A propos de Tinbergen, Kruuk écrit : « Usually, none of his research was quantified in any way. It was often the celebrated simplicity of Niko's field experiments that caused the flaws, such as the absence of blind tests and the subjective influence of the experimenter on the results » (Kruuk, H., 2003, p. 323). Krebs établit un constat similaire à propos de la pratique de Lorenz (Krebs, J. R. et Sjölander, S., 1992).

mécaniste, dévoilait les phénomènes inédits en nombre important. Il n'était alors pas question d'en mesurer l'exact degré de récurrence au niveau de l'individu ou de la population. Non plus que de s'attarder à la variance statistique, insoupçonnée, mais constituant néanmoins une voie d'accès ultérieure à des phénomènes comportementaux moins immédiats. Des trois récipiendaires du prix Nobel, Von Frisch est sans doute celui qui a intégré le plus tôt une appréciation statistique des données mesurées³²⁷. Tout semble indiquer que l'usage des statistiques s'est développé à la suite des critiques formulées par les acteurs de la psychologie comparative³²⁸. En effet, les accusations des psychologues à l'égard de la démarche expérimentale brouillonne employée en éthologie, pouvaient être, en partie du moins, réfutées par une analyse plus rigoureuse des résultats. Depuis cette inflexion dans le traitement des résultats, et avec le développement progressif de techniques d'analyse plus robustes, l'emploi des statistiques est simplement une exigence de la recherche en écologie comportementale. Qui plus est, le développement de logiciels performants en rend l'emploi plus rapide et plus aisé pour le chercheur contemporain.

5.3 Distinctions d'ordre épistémologique

Comme l'atteste notre analyse des six cas d'étude, l'éthologie classique et l'écologie comportementale font un usage assez proche du mode d'investigation qu'est l'expérimentation. Cela n'est guère étonnant puisque les deux disciplines aspirent à comprendre un objet complexe aux caractéristiques fortement intriquées. L'expérimentation permet de fabriquer des observations qui sont difficiles, voire impossibles, à réaliser avec les phénomènes immédiatement donnés aux scientifiques.

³²⁷ Von Frisch s'est pour l'essentiel limité à fournir les valeurs moyennes découlant des observations multiples d'un même phénomène. C'est Haldane et Spurway (1954), reprenant les données publiées par Von Frisch, qui effectuent des analyses de variance. Considérant les données de Von Frisch comme fiables, ils interprètent les erreurs standards dans l'acheminement (distance et direction) d'un individu vers une source de nourriture annoncée par une congénère comme étant la mesure de la précision de la communication (Haldane, J. B. S. et Spurway, H., 1954, p. 249).

³²⁸ Scott, J. P., 1962, p. 93. Voir aussi Beer, C. G., 1964, p. 31. Le développement des méthodes statistiques a, en quelque sorte, été concomitant de celui de la psychologie expérimentale. Cet outil occupe tellement de place dans les années 50 que Skinner juge indispensable de relativiser l'usage des statistiques, et de ce qu'il dénote sous l'expression de « méthode scientifique », au profit d'une approche plus intuitive et empirique (Skinner, B. F., 1956).

Ainsi, en instruisant de nouvelles comparaisons, elle donne accès à des inférences jusque-là inédites. L'éthologie classique, notamment grâce aux travaux pionniers de Tinbergen et de ses collaborateurs, se développe précisément à travers la comparaison de résultats expérimentaux simples. Cela n'est donc pas une grande surprise que les trois cas d'étude associés à cette discipline aient eu recours à des expériences. Von Frisch a utilisé des solutions fabriquées en laboratoire, Tinbergen joué sur la présence d'objets dans les nids (fragments de coquille, œufs peints, etc.), et Lorenz manipulé la nature des stimuli pouvant entraîner l'imprégnation. Ainsi, l'expérimentation, comme noyau d'opérations effectuées en vue d'une production de connaissances au sujet du comportement animal, n'est aucunement une innovation de l'écologie comportementale.

Si, comme nous en avons fait l'hypothèse en début de chapitre, des distinctions entre les deux disciplines peuvent être établies en regard de leur usage des modes d'investigation, ces distinctions doivent certainement résider dans le troisième et dernier de ces modes, la modélisation. Dans notre exposition des six cas d'étude, il est apparu évident que tous laissent entrevoir une forme ou une autre de modélisation. Tous sont construits autour de la production ou de l'usage d'un modèle, et des représentations qui lui sont concomitantes. A cette constatation, il pourrait nous être objecté que nous n'avons pas établi une distinction franche entre ce que nous avons considéré être des représentations issues de modélisations, et les représentations scientifiques obtenues par des démarches différentes, à travers l'usage d'expériences matérielles ou d'expériences de pensée notamment. A notre sens, il n'existe aucun motif d'établir des catégories dans les représentations utilisées en science. De plus, le seul moyen de distinguer des types de représentation consiste à amalgamer le fait de représenter quelque chose et l'objet sur lequel s'appuie la représentation³²⁹. C'est seulement en ne respectant pas la coupure ontologique entre ces deux termes qu'il est possible d'attribuer des statuts différents à des représentations dont seule le support matériel diffère. Dans le Chapitre III, nous avons suggéré une méthodologie simple pour venir à bout de cette difficulté de philosophe : distinguer l'expérience et le modèle de leurs pleines interprétations, ou distinguer

³²⁹ Knuuttila, T., 2005, propose une approche similaire pour éclairer la notion de représentation en science. Ainsi, elle distingue l'artefact, matériel et historique, des relations que nous établissons entre cet artefact et le monde.

l'expérience et le modèle des expérimentations et des modélisations qui en découlent respectivement.

De cette solution, une seconde objection découle presque nécessairement : si les modèles sont les supports des représentations que nous associons aux modélisations, quels supports doivent être associés à des représentations scientifiques moins complexes, qui ne découlent pas d'une modélisation ? Par exemple, quel est le support de la représentation d'un atome ? En fait, puisque l'atome et l'équation de Lotka-Volterra engendrent tous deux des représentations, il semble bien qu'il faille les considérer comme des choses de même nature : ce sont des objets, des entités. Ces objets participent à la fois de la réalité dans laquelle nous vivons et de la rationalité que nous déployons pour en saisir les détails. L'atome, aussi bien que l'équation, correspond à une matérialité. La matérialité de l'atome ne nous est pas immédiatement observable par les sens, alors que celle de l'équation, imprimée dans un bouquin ou affichée à l'écran, l'est. La différence entre ces supports en est une de degrés et non pas de nature. Que l'approche privilégiée soit opérationnaliste, conventionnaliste, cohérentiste ou autre, il n'en demeure pas moins que toutes les représentations dites scientifiques correspondent, même de façon ténue, indirecte ou erronée, à une matérialité³³⁰.

En admettant que les six cas d'étude présentés comportent tous des modélisations –l'usage (même implicite) d'un objet possédant une structure particulière, d'un modèle, pour organiser les représentations des phénomènes–, il semble légitime de nous attendre à ce qu'elles expriment des différences nous permettant, éventuellement, de progresser dans notre comparaison de l'écologie comportementale et de l'éthologie dite classique. En d'autres mots, il importe de nous intéresser non seulement aux types de phénomènes que les modélisations ont pour but de représenter, mais, aussi, aux hypothèses particulières qu'elles mobilisent ainsi qu'aux types de structures qu'elles développent.

³³⁰ La relation de correspondance entre l'objet idéalisé et sa matérialité fondamentale présente plus de flexibilité que la relation établie entre un phénomène et les données permettant de nous représenter ce phénomène. Pour des développements concernant cette question spécifique de la mesure, voir Boumans, M., 2005, et, surtout, Woodward, J., 1989.

C'est sur ces trois registres que nous attendons les distinctions les plus importantes dans l'emploi de la modélisation comme mode d'investigation.

5.4 Les représentations du comportement

Nous y avons insisté au fil de notre analyse, l'éthologie classique a surtout contribué à la compréhension des mécanismes régissant le comportement. Pour les pionniers, il s'agit essentiellement d'élucider, d'une part, en quoi consistent les actions de l'organisme à l'étude et, d'autre part, quelles en sont les modalités de fonctionnement. La question de la fonction d'une action, ou d'une séquence d'actions, n'est évoquée que parce qu'elle permet de jeter une lumière supplémentaire sur le phénomène investigué. Dans les deux premiers cas d'étude, Von Frisch et Lorenz travaillent à décrire les mécanismes de la communication des abeilles et de l'imprégnation chez les *Anatidae*, respectivement. Ce qui importe dans ces exemples est de montrer comment la fonction postulée au départ se déroule, et quels sont les paramètres qu'elle mobilise. Avec l'étude de l'enlèvement des fragments de coquille, l'objectif n'est pas d'exposer les détails mécanistiques de ce que l'animal fait, mais d'attester de la présence d'une fonction adaptative. Le rôle épistémologique que joue la notion de fonction est donc différent dans cette investigation. Elle n'est pas évoquée pour son caractère heuristique, mais en tant qu'hypothèse qu'il s'agit de démontrer. Dans la démarche de Tinbergen, la description des mécanismes causaux impliqués dans le comportement ne sert qu'à cette démonstration. Il y a donc un décalage dans les représentations que génèrent ces deux groupes de cas d'étude, dans ce qu'ils montrent à propos du comportement. Dans le premier, les représentations du comportement demeurent descriptives. Elles montrent, certes de façon détaillée, en quoi consiste le système de phénomènes circonscrit par la fonction qui lui est attribuée. Ainsi, la représentation du comportement qui se dégage du travail de Von Frisch est celle d'un mode de communication entre les individus d'une colonie par l'intermédiaire de séquences de mouvements stéréotypés, les danses. Dans le second groupe, la représentation implique davantage que la seule description du système. Elle lui adjoint une composante évolutive. Dans le travail de Tinbergen, c'est un résultat de l'évolution qui est représenté. Si nous

faisons l'hypothèse que ce décalage peut être imputé à l'adoption d'approches phénotypiques différentes, nous pouvons déjà anticiper des distinctions dans la façon dont le comportement est représenté dans l'éthologie classique et dans l'écologie comportementale.

Des trois cas d'étude que nous avons associés à l'écologie comportementale, celui qui présente le plus de similitude avec un exemple appartenant à l'éthologie est la manipulation parasitaire. Dans notre analyse de ce cas, il apparaît clairement que le travail de Berdoy ne consiste pas à élaborer une description de ce qu'est la manipulation parasitaire. Le phénomène n'a rien de nouveau et il a déjà été largement traité dans la littérature écologique, aussi bien de façon générale qu'à travers des interactions parasite-hôte intermédiaire-hôte définitif spécifique. Selon un schème identique à celui utilisé par Tinbergen, ce cas représente le phénomène étudié comme une fonction adaptative. La description des détails mécanistes de la manipulation parasitaire y est d'ailleurs très peu développée.

Les deux exemples endossant une approche phénotypique structurale du comportement posent la question de la représentation du comportement de façon plus complexe. En effet, puisqu'ils abordent le comportement animal en regard d'une structure, il semble inévitable que la représentation qu'ils en livrent soit posée dans les termes de cette dernière. Or, il apparaît que la solution n'est pas si simple. Dans l'investigation du couple Dawkins, la description du système de phénomènes constitue l'étape la plus importante. C'est la façon dont elle est conduite qui rend possible la formulation ultérieure d'inférences. Le fait de circonscrire une séquence en décortiquant les mouvements qui la composent, et le fait d'analyser la structure probabiliste de l'enchaînement de ces mouvements, relève, comme chez Von Frisch et Lorenz, de la simple description mécaniste. Néanmoins, le travail des Dawkins associe aussi les mouvements intervenant dans l'abreuvement du poussin à une structure neuro-énergétique, un centre, qui lui-même s'inscrit dans une conception hiérarchique de l'organisation du comportement. Selon cette seconde représentation, possible grâce à l'interprétation de la première selon les termes d'une hiérarchie, l'exécution des phases de la séquence est strictement soumise à une

détermination interne à l'organisme. La représentation du comportement qu'engendre ce type de travail n'est certainement pas évolutionniste. Elle peut en revanche être considérée comme descriptive si nous admettons qu'il a été légitime, à l'époque, d'associer le comportement à une structure interne hypothétique présidant l'organisation et le contrôle du comportement individuel.

Dans l'investigation de Parker, c'est un résultat de l'évolution par la sélection naturelle qui est représenté : la distribution libre idéale des mouches scatophages mâles. Cependant, à la différence des études de Tinbergen et de Berdoy, il y a dans cette investigation un découplage entre la représentation engendrée par la modélisation et la représentation du comportement animal stricto sensu. Le travail de Parker décrit un système d'individus se répartissant dans l'espace en fonction des contraintes économiques qui pèsent sur chacun d'eux. La représentation du système se déploie donc sur un plan populationnel. Pour être en mesure d'apprécier une représentation du comportement, il importe de considérer les propriétés attribuées aux « atomes » de ce système, les individus : ils sont interchangeable (n'ont pas d'identité), possèdent une connaissance parfaite des ressources disponibles, se déplacent sans contrainte dans la parcelle, maximisent leur aptitude phénotypique, etc. Ces propriétés n'appartiennent pas spécifiquement à la mouche scatophage jaune, ni à aucune espèce d'ailleurs. La représentation ne décrit pas un système de phénomènes particuliers, non plus qu'une fonction du type de celles impliquées dans les études de Von Frisch et Lorenz. A travers la modélisation, le comportement des individus est représenté en regard d'une fonction adaptative : la maximisation du nombre d'œufs fécondés. La démarche de Parker nous livre donc une représentation adaptationniste du comportement, comme les études de Tinbergen et Berdoy.

S'il n'apparaît pas légitime de démarquer les deux disciplines sur la base du contraste « représentation descriptive » et « représentation adaptationniste » –les modélisations étaient une démarche descriptive dans les cas 1, 2 et 4, alors qu'elles possèdent un caractère fonctionnel plus marqué dans les cas 3, 5 et 6–, un autre aspect de la représentation peut être plus utilement mobilisé. Il s'agit du niveau sur lequel porte cette représentation. Alors que tous les cas d'étude appartenant à l'éthologie classique mettent en

scène des comportements individuels, l'investigation de Parker établit une représentation du comportement individuel en étudiant les conséquences de ces comportements au niveau populationnel. Dans cet exemple, ce ne sont pas les signaux que détectent les organismes, non plus que les actions qu'ils effectuent en réponse à ceux-ci, qui sont représentés par la modélisation. Parker s'attache à montrer comment, et en regard de quelles contraintes, un groupe de mouches mâles se structure de la sorte, faisant appel à la variable « densité des compétiteurs » et au paramètre économique de taux de gain. En regard du niveau de la représentation du comportement, les quatrième et sixième cas d'étude (Dawkins et Berdoy) partagent le point de vue attribué à la pratique éthologique, c'est-à-dire qu'ils représentent le comportement sur un plan strictement individuel. Ce caractère particulier de la démarche de Parker, que nous retrouvons dans un grand nombre de travaux de l'écologie comportementale, mérite que nous nous y attardions un instant. En effet, dans les modélisations appartenant à cette discipline, la présence de deux niveaux de représentation –l'un individuel et l'autre populationnel– constitue l'une des caractéristiques importantes de l'investigation du comportement. L'écologie comportementale se développe, certes, en faisant appel à des représentations plus fines des systèmes de phénomènes naturels entendus comme comportements animaux mais, aussi, en ayant recours à des représentations plus diversifiées. Ainsi, davantage que le dépassement historique et linéaire des travaux de l'éthologie classique, la discipline, puisqu'elle réunit une pluralité d'approches (phénotypique, comparative et par réduction), se conçoit comme un nœud épistémique formé par la convergence de plusieurs programmes d'investigation jusque-là disjoints (biologie des populations, approche éthologique, écologie, économie, etc.). Il faut donc nous attendre à ce que l'analyse des thèmes d'investigation exploités en écologie comportementale révèle la coexistence de représentations diversifiées du comportement animal. Pour l'heure, la présence de niveaux individuel et populationnel établit une nette démarcation avec l'éthologie. Cette cohabitation des approches au sein de l'écologie comportementale semble marquer le passage de l'étude du comportement animal d'un cadre de pensée strictement darwinien à un cadre de pensée éminemment néo-darwinien³³¹.

³³¹ Nous devons cette remarque importante au professeur Frédéric Bouchard, lors d'une discussion concernant le déroulement de ce projet de thèse de doctorat (Examen de synthèse, Université de Montréal, 18 février 2008). Nous lui témoignons notre amicale gratitude pour cette intuition.

5.5 Les hypothèses de travail

Les hypothèses qui entrent dans l'élaboration des modélisations définissent le second registre dans lequel d'importants contrastes peuvent être établis entre l'éthologie classique et l'écologie comportementale. Déjà, l'usage parallèle de différentes approches pour étudier le comportement animal suggère que des hypothèses distinctes sont à l'œuvre. Nous y reviendrons. En ce qui concerne les deux premiers cas d'étude, l'imprégnation des jeunes oisons et la danse des abeilles comme mode de communication, aucune hypothèse, autre que celles qui sont à l'origine même de l'investigation, n'est sollicitée pour la construction de la modélisation. Les phénomènes sont observés et étudiés pour ce qu'ils sont en faisant appel à une quantité limitée d'information d'arrière-plan. Certes, Von Frisch et Lorenz puisent largement dans les travaux de leurs mentors et de leurs pairs, mais ces sources de connaissance semblent avoir été sans conséquence véritable sur l'élaboration de leurs découvertes respectives, et des modèles dont nous avons traité³³². Les représentations de l'imprégnation et de la communication des abeilles possèdent ainsi une large autonomie, n'étant placées sous la dépendance d'aucun élément, postulat ou hypothèse, qui serait externe au phénomène et à son investigation. Pour l'essentiel, en ne puisant que dans des ressources empiriques immédiates, ces cas d'étude illustrent bien la persévérance de l'histoire naturelle dans l'étude du comportement animal pendant le premier tiers du 20^e siècle. L'investigation de l'enlèvement des fragments de coquille ne partage pas cette simplicité, ni dans le dispositif expérimental, ni dans la modélisation qui est déployée. En effet, bien que Tinbergen fasse appel à une méthodologie qui ait beaucoup à voir avec celles de Lorenz et Von Frisch, il introduit une série d'investigations faisant appel à l'hypothèse de la sélection naturelle. Plus précisément, il organise ses diverses expérimentations en considérant que le comportement d'enlèvement de la mouette rieuse est un résultat de l'évolution par la sélection naturelle, une adaptation. C'est cette hypothèse adaptationniste qui permet à l'éthologue de construire son explication d'un comportement orienté vers une fin.

³³² Comme le souligne Brigandt, chez Lorenz, l'imprégnation est un phénomène parfaitement compatible avec la conception mécaniste du développement. C'est l'imprégnation qui sert à étayer la théorie des instincts que Lorenz défend à la même époque, et non cette théorie qui alimente en hypothèses l'investigation de l'imprégnation (Brigandt, I., 2005, p. 596).

Des six cas d'étude dont nous avons traité, seule la démarche des Dawkins exploite l'hypothèse de l'organisation hiérarchique du comportement. D'abord, cette hypothèse dirige la façon dont le comportement est observé. Elle légitime le fait de circonscrire une séquence de mouvements et, à l'intérieur de celle-ci, de définir des mouvements particuliers, car elle postule un emboîtement complexe de centres par lesquels transite l'énergie spécifique (ou la pulsion), d'un centre supérieur jusque dans le moindre phénomène neuro-moteur. Ensuite, l'hypothèse marque également l'interprétation des observations compilées. Puisque l'exécution d'un mouvement est assimilée à une décision prise au niveau du centre approprié, c'est l'état motivationnel imputé à ce centre qui détermine l'exécution d'un mouvement plutôt qu'un autre (baisser, maintenir ou lever la tête chez le poussin). Pour les Dawkins, la détection d'une forme d'incertitude dans la séquence de mouvements permet d'inférer un flottement dans la décision effectuée. Cette hypothèse forte concernant l'organisation du comportement n'est plus sollicitée dans la pratique de l'écologie.

Dans la pratique de l'écologie comportementale, la sélection naturelle constitue le principal cadre d'interprétation des phénomènes comportementaux. Dans les deux cas que nous avons présentés, ceux de Parker et de Berdoy, la sélection naturelle est introduite dans l'investigation sous la forme d'hypothèses adaptationnistes, similaires à celle formulée par Tinbergen. Nous ne revenons pas sur l'importante similarité des démarches de Tinbergen et Berdoy. En revanche, il importe de nous arrêter un instant sur l'hypothèse adaptationniste qu'utilise l'étude de la distribution spatiale des mouches scatophages mâles. Même si la modélisation de Parker décrit un phénomène de niveau populationnel, l'hypothèse adaptationniste n'est pas évoquée comme l'une des caractéristiques de la population. D'une part, la seule caractéristique qui est utilisée à ce niveau est celle d'une distribution libre et idéale des mâles. D'autre part, et sauf à faire l'hypothèse d'un processus de sélection de groupe, il s'agit d'un non sens de considérer un trait adaptatif au niveau populationnel. Dans ce cas d'étude, la population ne demeure que la somme des individus qui la constituent. L'hypothèse adaptationniste utilisée, comme nous l'avons souligné à la section précédente, pose la maximisation de leur aptitude phénotypique par

chacun des mâles. Le résultat étonnant que représente la distribution libre idéale n'est que la conséquence observée du comportement reproducteur des individus dans un type particulier de parcelle.

A la lumière des six cas d'étude pour lesquels nous avons opté, il n'est donc pas possible de considérer la sélection naturelle comme étant une conjecture propre à l'écologie comportementale. Aussi, étant donné que les travaux de Tinbergen, Parker et Berdoy utilisent tous une hypothèse adaptationniste, il ne semble pas même approprié de suggérer que la sélection intervient selon des méthodologies différentes dans les deux disciplines. Néanmoins, et comme plusieurs l'ont remarqué³³³, les éthologues formulent leurs hypothèses adaptationnistes en regard d'une conception ambiguë de la sélection naturelle. Pour eux, une adaptation est le résultat d'un processus évolutif qui contribue à la survie et à la reproduction de l'espèce, et non pas à celle de l'individu comme il est maintenant admis pour ce type de comportement. Ainsi, la mouette rieuse retire les fragments de coquille de son nid non pas parce que le comportement contribue à son aptitude phénotypique, mais parce qu'il augmente le taux de survie de la progéniture. Certes, dans les travaux contemporains, la survie de la progéniture est l'une des composantes importantes de l'aptitude, mais les éthologues tronquent le raisonnement. C'est ce qui permet à Tinbergen, toujours dans le même texte, de considérer que l'ensemble des comportements anti-prédateurs de la mouette rieuse participe d'un compromis évolutif entre des comportements « égoïstes » (fuite et vol en zigzag) et des comportements « altruistes » (défense de la progéniture et défense collective)³³⁴. Dans la compréhension des éthologues classiques, les adaptations individuelles et les « adaptations collectives » sont opposées dans leurs résultats proximaux et non pas en tant que produits de l'évolution. Les deux types d'adaptation contribuent à la survie de l'espèce³³⁵. Comme l'illustre Tinbergen, le défaut inhérent des

³³³ Alcock, J., 2003, p. 5.

³³⁴ Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., *et al.*, 1962, p. 114.

³³⁵ Dans *The Study of Instinct* (1951), la conception de la sélection naturelle de Tinbergen est encore plus explicite. Dans une section intitulée « Activities of advantage to the group », il écrit (pp. 183-184) : « Summarizing this paragraph on social releasers, it will be clear that although their function has been experimentally proven in relatively few cases, we can safely conclude that they are adaptations serving to promote co-operation between the individuals of a conspecific community for the benefit of the group. »

hypothèses adaptationnistes formulées par les éthologues n'handicape pas nécessairement la marche de l'investigation et les conclusions qui en découlent.

Néanmoins, la formulation explicite de la théorie de la sélection de groupe, et l'analyse critique qui en a été faite par la suite, ont contribué à préciser la formulation des hypothèses adaptationnistes³³⁶. L'une des conséquences importantes de ce travail conceptuel a été de stimuler l'intérêt pour le caractère adaptatif de l'ensemble des comportements animaux. Alors qu'il ne constituait que l'une des options de l'éthologie classique, l'usage des hypothèses adaptationnistes s'est avéré fondamental dans le développement de l'écologie comportementale. C'est bien ce que semble indiquer l'asymétrie que nous observons dans nos cas d'étude : deux des trois exemples faisant appel à une hypothèse adaptationniste appartiennent à l'écologie comportementale. Bien que cette constatation ne soit pas un argument convainquant pour distinguer les deux disciplines –elle est formulée à partir de seulement six exemples choisis de façon subjective–, elle n'en demeure pas moins appuyée par plusieurs témoignages différents. La place considérable qu'occupent les travaux utilisant la théorie de l'approvisionnement optimal dans la première édition (1978) de *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach* représente un indice important de ce mouvement. La perspective économique, indispensable pour identifier et comprendre le type de contraintes qui influencent l'évolution du comportement, a contribué à lancer l'intérêt pour le caractère évolutif du comportement animal³³⁷. Ensuite, le fait qu'une critique virulente ait pris forme à l'encontre de ce qui était apprécié comme le « programme adaptationniste » témoigne encore du développement de l'intérêt pour l'étude des adaptations³³⁸. En fait, la réaction n'aurait sans doute pas été aussi vive si l'enthousiasme pour l'usage des hypothèses adaptationnistes n'avait pas pris une telle ampleur à l'époque. Entre l'éthologie classique et l'écologie comportementale, l'augmentation du recours à ce type d'hypothèses n'est donc pas exclusivement un biais de notre démarche.

³³⁶ Wilson, D. S., 1983, retrace l'évolution du débat concernant la sélection de groupe. Okasha, S., 2001, propose, à travers une analyse critique des travaux plus récents sur le sujet, une définition de la sélection de groupe.

³³⁷ Owens, I. P. F., 2006, p. 356.

³³⁸ Lewontin, R. C., 1979, et Gould, S. J. et Lewontin, R. C., 1979.

Ainsi, non seulement les hypothèses adaptationnistes ne sont pas associées avec la même compréhension de la sélection naturelle, mais elles sont aussi beaucoup plus fréquemment au centre de l'investigation écologique. Si nous ajoutons à ce fait le rejet de la théorie lorenzienne des instincts et de la conception hiérarchique de l'organisation du comportement –ainsi que l'acceptation de la notion de décision qu'elles impliquent–, il apparaît que les hypothèses de travail des écologues se distinguent nettement de celles qui étaient exploitées par l'éthologie classique. Plus loin, nous nous intéresserons aux hypothèses spécifiquement associées à l'écologie comportementale.

5.6 La structure des modélisations

La troisième et dernière distinction d'ordre épistémologique qu'il importe d'aborder repose sur l'usage des modèles par les deux disciplines. Plus précisément, en nous penchant sur les différences de structure dans les modélisations utilisées par l'une et l'autre discipline, nous entreprenons de faire ressortir l'importance et la spécificité de ce mode d'investigation dans l'écologie comportementale. Certaines de ces différences sont apparues au fil de notre traitement individuel des six cas d'étude. Il s'agit maintenant de développer une analyse plus complète.

Le premier thème qui permet de circonscrire certaines des différences dans la structure des modélisations est celui de la complexité ou, plutôt, du contraste perceptible entre, d'une part, la simplicité des structures utilisées en éthologie et, d'autre part, le raffinement de celles qui sont exploitées en écologie comportementale. D'abord, ce contraste s'exprime de façon évidente dans le recours à l'outil mathématique. Il ne s'agit pas ici de répéter le défaut flagrant des analyses statistiques dans la pratique des éthologues classiques. Bien qu'il soit important, celui-ci n'a aucun lien avec la structure des modélisations. En revanche, la mathématisation qui découle de la réappréciation de la sélection naturelle présente un intérêt tout autre. C'est le fait d'écarter la sélection pour le bien du groupe ou de l'espèce, au profit d'une sélection agissant sur les individus, qui permet de postuler que les organismes ont maximisé leur aptitude phénotypique au cours de leur histoire évolutive. Non seulement cette inflexion ouvre-t-elle la possibilité de

quantifier la contribution de tel ou tel trait (ou variante du trait) mais, encore, elle met en évidence la nécessité d'étudier les compromis auxquels les organismes sont soumis dans leur environnement. Or, pour établir l'importance et le rôle causal des différentes composantes d'un compromis, une représentation strictement qualitative n'est pas suffisante. La puissance computationnelle requise pour suivre les changements de valeur d'une variable en regard de plusieurs paramètres nécessite le recours à un outil plus économe, les mathématiques. La représentation « qualitative » doit ainsi être traduite en des termes qui explicitent les entités et les relations qu'elle admet. L'adoption d'un formalisme mathématique à la faveur d'un formalisme verbal n'a pas pour seule conséquence de modifier le modèle initial, il apporte aussi la possibilité de construire des modélisations de systèmes de phénomènes plus complexes.

Outre la capacité d'élaborer des modélisations plus sophistiquées, le recours à l'outil mathématique introduit également un changement de conception dans l'appréciation de certaines relations d'un système de phénomènes. L'usage des probabilités dans la modélisation du comportement animal modifie considérablement les représentations qui lui sont associées. La conception déterministe simple que véhicule l'étude des comportements instinctifs apparaît du coup beaucoup plus difficile à défendre. Il importe de souligner au passage que l'introduction du calcul des probabilités dans l'étude du comportement se fait, notamment, dans le rapprochement de l'éthologie avec la discipline qui a le plus critiqué la notion de comportement instinctif : la psychologie expérimentale. C'est à travers les méthodes de quantification du degré d'association entre deux mesures, des méthodes de corrélation, que l'usage des probabilités fait son apparition dans l'éthologie classique³³⁹. Les premières investigations du comportement animal ayant recours à cet outil débutent au tournant des années 50 et 60. A cette époque, les probabilités sont utilisées pour évaluer la

³³⁹ Les inférences de nature probabiliste étaient déjà utilisées au début du siècle (voir, par exemple Tolman, E. C. et Brunswik, E., 1935, p. 47). Le développement et l'usage des méthodes de corrélation en psychologie doit énormément aux travaux de Charles Spearman (1863-1945), notamment à une série d'articles publiés dans l'*American Journal of Psychology* (Spearman, C., 1904b, Spearman, C., 1904a et Spearman, C., 1907). Le coefficient de corrélation de Spearman est une méthode permettant d'attester du degré de corrélation entre deux variables indépendantes.

prédictibilité des changements de mouvements dans une séquence particulière³⁴⁰. Le travail des Dawkins sur la séquence de mouvements dans l'abreuvement du poussin s'inscrit dans cette perspective.

L'autre élément qui contribue à révéler la plus grande complexité structurelle des modélisations de l'écologie comportementale peut être directement associé à l'omniprésence de leurs usages dans la pratique. La modélisation, comme mode d'investigation, joue un rôle considérable dans la représentation des phénomènes comportementaux par les écologues. Pour autant, les modèles à la base du travail de modélisation ne se présentent pas selon une diversité infinie. Même s'il ne semble pas y avoir de restriction quant au nombre de modélisations possibles, celles-ci n'en appartiennent pas moins à un nombre limité de structures fondamentales. C'est cette relation de plusieurs modélisations à certaines structures, par l'intermédiaire de remodelisations, qui doit maintenant attirer notre attention.

Pour traiter de la complexité propre aux modélisations utilisées en écologie comportementale, nous ne nous attarderons pas directement à la question des structures fondamentales des modèles. Celle-ci, en raison de sa difficulté, risquerait de trop nous écarter de notre analyse. Nous nous contenterons plutôt d'illustrer la complexité en examinant comment un modèle, quelle que soit son originalité, permet de générer des remodelisations plus fines (moins générales donc) de certains systèmes de phénomènes. D'abord, il importe de rappeler qu'une remodelisation diffère de la simple transposition d'un modèle. Dans une transposition, le modèle est transféré d'une investigation à l'autre sans subir de modification structurelle. Seule son interprétation, dans les termes de chacune des investigations, diffère. Au contraire, la remodelisation implique non seulement une nouvelle interprétation mais, aussi, un changement de la structure du modèle. Il va de soi que ces modifications peuvent être de plusieurs types mais, pour les besoins de notre démonstration, nous nous bornerons à n'en considérer qu'un seul : la substitution d'un terme par un autre. Une illustration simple rendra ce qui suit plus limpide. Considérons de

³⁴⁰ Cane, V. R., 1959, exploite des jeux de données compilées par des éthologues et procède à la description des séquences de mouvements en termes des probabilités de transition entre chacun des mouvements distingués. Nelson, K., 1964, interprète ses propres données selon la même démarche.

nouveau la modélisation de la distribution libre et idéale des mâles de la mouche scatophage. Sous sa forme la plus simple, le modèle utilisé s'exprime par l'égalité :

$$\text{éq. 5-1} \quad r_d(t) = r_g(t)$$

Interprétée dans les termes de l'investigation, elle stipule que le taux de gain sur la bouse ($r_d(t)$) est égal au taux de gain sur l'herbe entourant cette bouse ($r_g(t)$). Afin d'obtenir une représentation plus fine du système de phénomènes, il est possible de substituer à chacun des termes un terme plus précis. Ainsi :

$$\text{éq. 5-2} \quad r_{di}(t) + r_{do}(t) + r_{dc}(t) = r_{gi}(t)$$

Dans cette version du modèle, les taux de gain ne sont pas seulement exprimés en fonction des deux compartiments de la parcelle (la bouse et l'herbe), mais aussi en regard de l'activité dans laquelle est engagée la femelle au moment de sa capture par le mâle. Nous avons vu que celle-ci peut « arriver dans le compartiment » (*i*), « être en cours d'oviposition » (*o*) ou « être en cours de copulation » (*c*). Tout l'intérêt de cette remodelisation est de progresser dans la compréhension du système de phénomènes. La structure de base du modèle est conservée, mais son interprétation apparaît immédiatement plus riche³⁴¹. Les termes (ou modules) introduisant l'activité des femelles ajoutent de l'information. Ils permettent de constituer une interprétation un peu moins grossière, parce que plus précise, d'un système naturel. Non seulement un élément en remplace un autre mais, aussi, la substitution permet d'appréhender une nouvelle relation, interne à celle qui était déjà présente dans la structure originale. Ainsi, le taux de gain des mâles n'est plus sous la seule dépendance des compartiments. Par ailleurs, comme nous l'avons vu en examinant ce cas d'étude, le modèle peut encore être affiné en remplaçant chacun des termes de l'équation 5-2 par des modules servant à décrire le taux de gain des individus en fonction de la densité des mâles, du temps de manipulation nécessaire pour capturer une femelle, etc.

³⁴¹ Ici, la notion de « structure de base » désigne uniquement une étape précédente dans la structure du modèle. Elle ne fait pas référence à une structure essentielle, fondamentale et dépouillée, telle que les gabarits computationnels (*computational template*) de Humphreys (Humphreys, P., 2004, pp. 60-76).

Par rapport à la construction originale, la nouvelle, à la façon d'une loupe, prend en charge des relations qui n'étaient pas accessibles auparavant. Bien qu'elle ne donne pas nécessairement accès à des mécanismes subalternes –les relations explicitées par le langage du modèle mathématique ne sont pas toutes causales–, la structure modifiée permet néanmoins de représenter des « micro-relations », emboîtées dans celles, plus générales, de la structure initiale. Ce type de modifications structurelles joue un rôle déterminant dans plusieurs modélisations utilisant un formalisme mathématique. Pour s'en donner une idée plus précise, il suffit de songer à la possibilité de substituer les stratégies dans une structure de type théorie des jeux. D'une façon générale, il semble que la perspective économique facilite considérablement les substitutions de termes dans les modèles. Cela s'explique sans doute par la relative aisance avec laquelle l'investigateur peut formuler différentes expressions du gain, la notion servant de valeur approchée pour l'aptitude phénotypique.

En regard de ces possibilités d'emboîtement que nous venons d'aborder, une nouvelle distinction entre l'éthologie classique et l'écologie comportementale se dessine. Les modélisations propres à l'éthologie classique ne présentent pas la même capacité à être affinées. Les trois cas d'étude spécifiquement associés à cette discipline (ceux de Von Frisch, Tinbergen et Lorenz) sont sans équivoque. Bien que la structure de ces modèles permette des instanciations précises des entités et relations impliquées (la danse et les actions de l'abeille peuvent être décrites par des séquences de mouvements individuelles, les facteurs environnementaux pertinents proprement identifiés ; de la même façon, chez Lorenz, le développement du trait sujet à l'imprégnation peut être l'objet d'une description phénoménale rigoureuse ; et finalement, le modèle du comportement anti-prédation employé par Tinbergen peut aussi être raffiné), elles n'admettent pas de substitution immédiate de modules.

Afin de préciser ce point, reprenons la modélisation de la communication des abeilles par Von Frisch :

1° un individu détecte une caractéristique de l'environnement (ou son propre état dans certaines circonstances) ;

2° il exécute des mouvements (une danse) qui sont corrélés à cette information ;

3° un ou plusieurs autres individus perçoivent ces mouvements ;

4° le ou les individus effectuent une réponse qui est corrélée à la perception des mouvements du premier individu.

Dans celle-ci, deux éléments, l'environnement et l'état de l'individu, déterminent la danse qui est exécutée par le premier individu. Ainsi, différentes combinaisons d'états et de conditions environnementales définissent le type et l'intensité de la danse. Dans ce contexte, il apparaît difficile de remplacer l'un des termes du modèle, sans restreindre la portée du modèle ou, en d'autres mots, sans limiter les diverses interprétations possibles. Par exemple, en spécifiant le déterminant « une caractéristique de l'environnement » par « la disposition et la valeur nutritive d'une ressource dans l'environnement », la représentation de la communication des abeilles gagne en précision, mais perd en généralité. En effet, si la relation entre la source de nourriture et l'exécution de danses particulières selon certaines intensités se trouve précisée, toutes les autres relations possibles entre un facteur environnemental et une danse sont de facto écartées. Alors que les substitutions opérées dans la modélisation de Parker permettaient de comprendre plus précisément les liens entre la distribution spatiale des mâles et leur aptitude phénotypique, celle impliquant le travail de Von Frisch donne une meilleure compréhension de l'échange d'informations concernant les sources de nourriture, mais une moins bonne représentation du mode de communication des abeilles. Ethologie et écologie comportementale peuvent être assez nettement distinguées sur le plan des substitutions que leurs modélisations admettent.

Le fait que les modèles de l'écologie comportementale se prêtent plus explicitement à la substitution de certains de leurs termes, invite à nous intéresser à un thème plus fondamental que celui de la complexité des modélisations : la cohérence de leur structure. Au-delà de la simple confirmation de différences dans la structure des modèles employés dans chaque discipline –ce qui apparaît maintenant assez évident–, cette propriété des structures nous permet d'établir une ultime distinction de nature épistémique.

En effet, si les modèles de l'écologie comportementale se prêtent à davantage de substitutions que leurs pendants éthologiques, c'est qu'une caractéristique particulière de leur structure rend ce type d'opérations envisageable. Pour bien saisir de quoi il s'agit, il importe de revenir un instant sur la description générale du modèle que nous avons proposée au Chapitre III. Un modèle, avons-nous alors établi, est un ensemble structuré et clos de relations entre des entités. Nous avons aussi mentionné que ces entités, ainsi que les relations qui les organisent, peuvent être appréhendées en termes de correspondance avec des éléments du système de phénomènes naturels mis en contact avec le modèle. D'une part, une entité du modèle sera dite matérielle si elle correspond plus ou moins directement à une entité du système naturel ; et abstraite en l'absence de toute correspondance immédiate. D'autre part, une relation du modèle pourra être dite causale si elle correspond à un enchaînement causal effectif dans le monde naturel. Dans le cas contraire, la relation établie entre les entités du modèle appartient au formalisme utilisé, qu'il soit mathématique, logique ou schématique. Il est possible que certaines de ces relations formelles puissent être observées dans le système de phénomènes, mais elles ne peuvent être assimilées à des relations causales. Dans la plupart des cas, il s'agira de corrélations.

Bien que cette description spécifie les caractéristiques importantes des éléments du modèle, elle n'apporte aucune véritable précision au sujet de ce qui contribue à l'unité et à la clôture de l'ensemble. A priori, rien ne semble justifier qu'un modèle particulier soit composé d'un nombre limité d'entités et de relations. Certes, il est possible d'évoquer une justification de type pragmatique : un objet dont la structure est flexible et indéfinie ne peut que difficilement participer à une démarche d'investigation un tant soit peu rationnelle. La constatation ne fait guère avancer notre comparaison de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale. Si la structure des modèles employés par chaque discipline constitue l'un des éléments essentiels de notre analyse, nous ne pouvons nous satisfaire d'un critère aussi vague et aux conséquences relativistes prévisibles. Pour que les modélisations qui découlent d'un modèle possèdent une valeur heuristique, l'ensemble fermé des entités et des relations doit non seulement constituer une structure mais, encore, une structure cohérente. Ici, nous ne considérons pas la notion de cohérence dans son

acception la plus répandue, à savoir comme critère permettant d'évaluer les théories³⁴². Nous utilisons la notion, non pas afin d'attester de la valeur épistémique de la structure, ou de la propension de cette structure à engendrer de bonnes explications, mais au fait que celle-ci forme un tout unifié, et qu'elle donne prise à une interprétation³⁴³. En admettant qu'à peu près tous les objets sont susceptibles d'être interprétés, le critère nous permettant d'identifier une structure comme cohérente est le fait que son interprétation engendre une bonne représentation. De la même façon que nous demeurons agnostiques en regard de la valeur heuristique (ou de vérité) de l'explication se dégageant ultimement d'une représentation, nous n'avons pas besoin, pour cette analyse, de caractériser de façon exhaustive ce qui peut compter comme une bonne représentation. Sommairement, nous pouvons considérer qu'une bonne représentation en est une qui permet d'atteindre un objectif (pédagogique, scientifique, esthétique, politique ou autre).

A notre sens, bien plus que son statut ontologique ou que les fonctions épistémologiques qu'elle accomplit, c'est la possibilité de distinguer des types de cohérence qui présente un réel intérêt pour notre analyse. Ces types de cohérence interne, c'est du côté de la structure des modélisations qu'il nous faut les inférer. Minimale, nous pourrions considérer la cohérence d'une structure comme étant le résultat de l'application uniforme des règles de sa construction, ce qui implique deux conséquences importantes pour notre propos. D'abord, certaines structures de modèle sont incompatibles avec d'autres parce que construites selon des ensembles différents de règles, non immédiatement traduisibles l'un dans l'autre. Ensuite, cette incompatibilité entre deux systèmes de règles impose une contrainte forte sur la nature des emboîtements auxquels un modèle peut participer, ou qu'il peut admettre au sein de sa structure.

De façon simple, la cohérence structurelle dont il est ici question nous semble pouvoir être appréhendée à travers la succession raisonnée de trois distinctions concernant la composition de la structure. La première de ces distinctions –repreant à son compte la

³⁴² Young, J. O., 2001.

³⁴³ Pour une analyse de la relation qu'entretient la cohérence avec la notion de vérité dans l'appréciation des théories, voir Thagard, P., 2007. Pour une définition de la cohérence épistémique, et l'application de la notion à un cas d'histoire des sciences, voir Eliasmith, C. et Thagard, P., 1997.

distinction classique entre pensée et étendue— partage les structures selon qu'elles constituent des concaténations de matière ou de signes. D'une part, la *cohérence structurelle physique* permet de qualifier les modèles tels que les maquettes. D'autre part, la *cohérence sémiologique* caractérise les structures affichant une syntaxe et des signes sur lesquels adhère l'interprétation. Ici, avant de poursuivre notre analyse de la cohérence structurelle, quelques importantes précisions s'imposent. D'abord, la syntaxe et les signes de la structure d'un modèle diffèrent en plusieurs points des éléments constitutifs de celui-ci, à savoir des relations et des entités. Ces éléments constitutifs appartiennent à l'ontologie du modèle, alors que la syntaxe et les signes/symboles utilisés dans la structure confèrent leur inscription matérielle à ces éléments. En dépit du fait qu'il soit possible d'envisager des cas de correspondances directes entre des relations du modèle et des relations syntactiques de son inscription, ces cas représentent des exceptions plutôt que la règle. Ensuite, dans les modèles se prêtant à des manipulations, les opérations de manipulation elles-mêmes ne sont pas nécessairement suggérées par la syntaxe et les signes. Nous avons mentionné que la manipulation opère sur la représentation que génère l'usage du modèle, et non pas sur le modèle lui-même. Finalement, dans les structures de modèles verbaux tels que ceux que nous avons inférés pour les trois cas d'étude en éthologie, il semble malaisé d'effectuer une disjonction entre les signes et les règles liant ensemble ces signes.

D'un point de vue ontologique, les entités que contient un modèle apparaissent plus faciles à distinguer des relations auxquelles elles participent. Pour les modèles possédant une structure dont la cohérence est autre que physique, il est difficile d'écarter la correspondance entre les entités du modèle (variables et paramètres) et les signes utilisés pour leur inscription. Toutefois, dans la mesure où les entités du modèle sont susceptibles d'instanciations et d'interprétations multiples, il semble que les signes utilisés pour les représenter matériellement ne les déterminent que de façon incomplète. C'est du côté des entités que nous avons considérées comme abstraites que la correspondance avec les signes semble être la plus adéquate : n'ayant pas de correspondance dans le système naturel de phénomènes, l'entité abstraite doit son existence au signe qui l'inscrit, et à la syntaxe qui légitime sa présence dans la structure.

La cohérence structurelle sémiologique des modèles peut ensuite céder la place à une seconde distinction, plus fine. Parmi les structures qui tirent leur cohérence de l'usage de signes, celles-ci peuvent être partagées selon qu'elles ont recours à des signes possédant une signification immédiate ou non. Cette différence est moins triviale qu'il n'y paraît au premier abord. Elle permet en fait de départager les structures qui imposent sur l'interprétation une contrainte sémantique faible de celles qui en imposent une forte. La *cohérence structurelle schématique*, ou même graphique pourrions-nous écrire, est donnée par l'usage de signes auxquels seule l'interprétation du modèle –ou d'un modèle similaire– permet d'attribuer une signification. Les signes, ainsi que les règles d'organisation de ces signes, appartiennent à une sémantique locale, beaucoup plus restreinte en termes d'applicabilité que les sémantiques généralement sollicitées pour la communication scientifique (le langage commun, les mathématiques et la logique). Le plan du réseau d'un métro constitue un exemple limpide. Sans une interprétation du plan, sans l'intuition ou la connaissance que le plan dénote un système de phénomènes, il n'est pas possible d'attribuer une signification aux signes qu'il met en scène. Seul l'ensemble de la structure permet de construire une représentation, et de faire rétrospectivement coïncider les signes arbitraires à des entités d'un modèle.

A l'inverse, dans les structures possédant une *cohérence sémantique*, les signes, dotés d'une signification plus générale, contraignent le domaine des interprétations possibles du modèle. C'est dans la nature de ces contraintes inhérentes à la structure qu'intervient le dernier critère de partage. Ici, il importe de distinguer les structures de modèle selon que leur cohérence tient principalement à la syntaxe, ou au sens que dénotent de façon plus ou moins immédiate les signes. Il va de soi que la cohérence de la structure ne peut reposer en totalité sur l'un ou l'autre de ces critères : syntaxe et sens se définissent de façon réciproque, sans possibilité d'autonomie complète. Bien que cette distinction entre syntaxe et sens constitue un artifice méthodologique, et qu'elle laisse anticiper une importante zone grise –rien n'interdit que certaines structures s'appuient autant sur des règles syntactiques que sur le sens des signes et symboles–, elle permet néanmoins de décrire les structures de modèle exploités en éthologie classique et en écologie comportementale. Ainsi, il est donc possible d'identifier une *cohérence structurelle*

(*essentiellement*) *syntactique*, regroupant tous les modèles ayant recours à une syntaxe, ou à un formalisme, mathématique ou logique. En effet, en tant qu'un système formel s'organise autour de règles d'inférence tirées du langage même dans lequel il est exprimé –par l'usage de symboles, soit primitifs soit définissables à partir de ces symboles primitifs³⁴⁴, un tel système peut non seulement être circonscrit avec précision mais, encore, il démontre une importante cohérence, indépendamment de son usage dans la structure d'un modèle. Evidemment, les structures possédant une *cohérence (essentiellement) symbolique*, sous peine de ne demeurer que des amas informes de signes, possèdent aussi certaines règles de syntaxe. Bien que celles-ci n'aient rien à voir avec les règles de rigueur dans les divers formalismes mathématiques ou logiques, elles demeurent néanmoins indispensables pour l'inscription du modèle. Les signes, et plus particulièrement les mots d'un modèle verbal, sont inéluctablement organisés en fonction de certaines règles. Cependant, ce qui amène le poids de la cohérence à basculer du côté des signes, est le fait que ces derniers, les mots, vont de pair avec la spécification d'un sens. En imposant des significations, les signes verrouillent la structure du modèle dans un langage autre que celui des mathématiques et de la logique. Dans la mesure où les significations des signes sont partagées, comprises, le caractère particulier du langage utilisé perd de son importance. C'est ce type de cohérence structurelle qui rend possible l'élaboration de représentations de type causale-mécaniste, tel que le permet le modèle de la danse des abeilles de Von Frisch. L'ensemble des distinctions dont nous venons de traiter peut être utilement illustré par le schéma suivant :

³⁴⁴ Duchesneau, F., 1997, p. 245-267

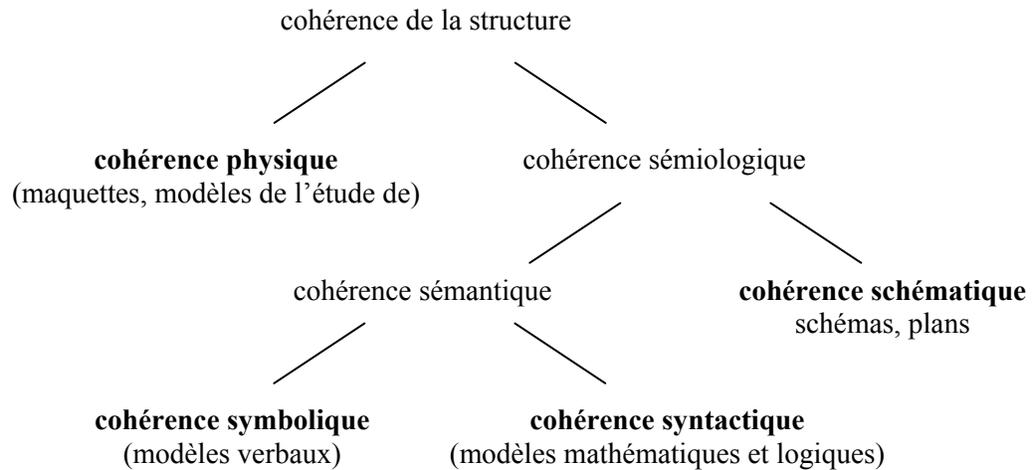


Figure 6 : Représentation schématique des types de cohérence structurelle pouvant être associés aux modélisations.

Cette analyse nous laisse donc avec quatre types de cohérence (en gras) pour caractériser la structure des modèles utilisés dans l'étude du comportement animal. Sans aucune hésitation, il est possible d'attribuer aux trois cas d'étude de l'éthologie classique une cohérence symbolique. Cela ne présente guère de surprise puisque, les auteurs de ces travaux n'ayant jamais utilisé qu'une modélisation strictement verbale, le modèle que nous pouvions inférer de ces investigations était voué à être verbal dans sa structure. Bien que ce résultat semble être une fabrication même de notre analyse –il peut nous être reproché, avec une certaine légitimité d'ailleurs, d'avoir élaboré les modèles de façon à ce qu'ils correspondent à l'analyse que nous souhaitions en effectuer–, un second argument permet de défendre notre attribution d'une cohérence structurelle symbolique à ces cas. Celui-ci repose à la fois sur la nature des phénomènes observés et sur la façon dont ils sont appréhendés. En effet, dans les trois cas, il s'agit non seulement de comprendre les mécanismes de nature causale qui permettraient d'expliquer le comportement de l'organisme étudié mais, encore, de confirmer l'effectivité de la fonction imputée à ce comportement. Dans ces cas, tout comme dans celui de l'étude de la manipulation parasitaire d'ailleurs, l'investigation est conduite de façon à explorer des enchaînements causaux qui, ultimement, servent à étayer l'hypothèse de la fonction postulée. Pour comprendre le lien qui unit ce type de modèle à au moins une relation de causalité dans le système de phénomènes, il importe de considérer la proximité de la modélisation verbale

avec la formulation d'une ébauche d'explication (*explanation sketch*) scientifique³⁴⁵. Ainsi, lorsque le modèle verbal ne vise pas à *montrer* les effets de la réunion d'un certain nombre de conditions initiales (de causes), il permet plutôt de décrire les éléments qui sont possiblement à l'origine des effets ou des résultats observés. Qu'il contribue à la modélisation d'une déduction ou d'une abduction, le modèle verbal, à la manière d'une ébauche d'explication, associe les deux termes d'une relation causale, c'est-à-dire une cause et un effet.

Conformément à ce que nous avons vu au Chapitre III, seule l'interprétation du modèle verbal permet de situer la relation causale dans un contexte explicatif et, ce qui est fondamental pour la biologie, seule cette interprétation rend possible l'inférence de fonctions. C'est précisément leur capacité à produire des explications fonctionnelles³⁴⁶, à partir de l'interprétation d'une description causale ou mécaniste, qui confère leur intérêt et leur puissance heuristique aux modèles verbaux. Ainsi, les modèles de Von Frisch, Tinbergen, Lorenz et Berdoy peuvent être sommairement décomposés en regard des principales relations causales qu'arborent leurs structures respectives. De même, il est possible d'identifier le type d'explication fonctionnelle que les modélisations originales ont pour but de montrer :

Un facteur environnemental (ou l'état de l'individu) cause la danse qui à son tour cause l'action appropriée du congénère. Le fait que les congénères se communiquent de l'information est une explication fonctionnelle mécaniste ;

³⁴⁵ Rosenberg, A., 2005, pp. 49-56. Brièvement, une « ébauche d'explication » diffère d'une explication au sens nomologico-déductif classique du terme par le fait qu'elle ne soit pas construite autour d'une loi scientifique précisément définie.

³⁴⁶ Une explication fonctionnelle, au sens de Wouters, A. G., 2003, est une explication dont la formulation repose sur l'attribution d'au moins une fonction. L'auteur distingue trois types d'explication fonctionnelle, chacun élaboré à partir d'un type différent de fonction. Succinctement, 1° la fonction comme rôle biologique (l'item ou l'activité participe à l'activité complexe ou à la capacité de l'organisme) permet une explication mécaniste dans le sens de Cummins, R., 1975 ; 2° la fonction comme avantage biologique (l'item ou le comportement confère un avantage à l'organisme ; c'est une adaptation) contribue à l'explication de design ; et 3° la fonction comme effet sélectionné (l'effet pour lequel un certain trait est présentement, ou a été dans le passé, sélectionné, et qui explique sa présence actuelle dans la population) permet d'élaborer l'explication historique sélective, au sens de ce qui est généralement entendu comme la théorie étiologique de l'explication (notamment, Millikan, R. G., 1989, Neander, K., 1991). Comme le souligne Wouters (p. 660), une explication de type rôle biologique est souvent un préalable aux explications de design et historiques fonctionnelles.

Les fragments de coquille détectés causent le comportement d'enlèvement qui cause la plus grande survie de la progéniture. La contribution du comportement à la survie de la progéniture est une explication fonctionnelle de design (l'explication d'une fonction adaptative) ;

L'objet mouvant cause l'imprégnation qui cause l'attachement durable. L'apprentissage de la part de la progéniture trouve une explication mécaniste chez Lorenz ;

Le parasite cause un changement de comportement chez l'hôte qui cause une augmentation de la prédation de celui-ci par l'hôte définitif. Le modèle de la manipulation parasitaire est aussi une explication fonctionnelle de design (l'explication d'une fonction adaptative).

Il importe de souligner que la possibilité d'associer une explication fonctionnelle à ces modèles verbaux ne dépend pas des relations causales intégrées à leur structure. Des explications peuvent aussi découler de l'interprétation de modèles affichant une cohérence structurelle différente, où le schéma causal ne peut être établi avec autant de simplicité. C'est le cas avec la modélisation issue du travail des Dawkins. Même si celle-ci s'exprime aisément sous une forme verbale³⁴⁷, sa structure n'en repose pas moins sur une cohérence de type schématique. La séquence de mouvements qu'ils étudient, ainsi que les différents mouvements qui la composent, s'inscrivent dans l'organisation hiérarchique du comportement. C'est cette organisation qui permet aux investigateurs d'inférer des phases de prise de décision. Or, il semble bien que la description des séquences selon ce cadre constitue une explication mécaniste du système de phénomènes : le poussin s'abreuve par mouvements saccadés parce que le « centre du comportement » qui détermine la séquence est soumis à des phases d'incertitude qui, elles-mêmes, ne sont possiblement que la conséquence de phases d'incertitude s'exprimant dans un centre de niveau supérieur³⁴⁸. En dépit de son caractère hautement spéculatif, il s'agit bien là d'une explication –ce qui ne

³⁴⁷ La formulation que nous en avons donnée à la section 4.5 était la suivante : Certaines successions de mouvements forment des unités cohérentes. Ces unités, nommées séquences de mouvements, sont cohérentes en vertu de leur appartenance à une entité d'un niveau hiérarchique supérieur, qui stipule 1° les mouvements qui appartiennent à une séquence particulière, et 2° les modalités de passage d'un type de mouvement à l'autre dans la séquence.

³⁴⁸ Dawkins, R. et Dawkins, M., 1973, pp. 100-101.

manque pas de faire ressortir l'étroite proximité des « ébauches d'explication » et des hypothèses.

Le modèle de Parker, dont la cohérence structurelle est résolument syntactique, ne se prête évidemment pas au type de décomposition causale évoqué ci-haut. Au moins deux motifs peuvent contribuer à justifier cette affirmation. D'abord, le phénomène étudié n'est pas de niveau individuel mais populationnel. Pour décrire la distribution spatiale des mâles, la modélisation n'intègre pas l'ensemble des actions de chacun des individus, ce qui, si la chose était possible en pratique et d'un point de vue computationnel, constituerait une description proprement causale du système. La modélisation aspire bien à décrire la façon dont les mouches se distribuent, mais elle procède d'une façon qui permet de faire abstraction d'une partie des mécanismes individuels engendrant cette distribution. L'élément probabiliste, qui donne la possibilité de considérer le taux de capture des femelles par les mâles, constitue un exemple. Ensuite, le modèle de Parker ne se prête pas à une décomposition en termes causaux puisque dans l'élaboration même de sa structure réside une relation non causale. En effet, l'égalité fondamentale $r_d(t) = r_g(t)$ que nécessite la distribution libre idéale constitue une hypothèse abstraite qui ne peut pas être interprétée en termes mécanistes. Ce point mérite que nous nous y attardions. Dans les modélisations verbales qui précèdent, la construction du modèle s'appuie et conserve la forme d'une description phénoménale. Cette description permet de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse d'une fonction, formulée au départ de façon indépendante du modèle lui-même. Bien évidemment, les modèles affichant une cohérence physique, schématique ou syntactique permettent aussi que soient inférées des fonctions. Cependant, si la description du système de phénomènes et l'interprétation du modèle verbal sont, dans nombre de cas, et tout particulièrement en éthologie classique, contemporaines et complémentaires, il en va autrement pour les modèles élaborés autour d'une autre forme de cohérence³⁴⁹. Dans ces cas, l'inférence d'une fonction –ou l'élaboration d'une explication fonctionnelle– à partir d'une description phénoménale peut différer de l'inférence légitime qui découlerait de

³⁴⁹ Le lecteur n'aura certainement pas manqué de noter que dans le cas de Berdoy, la description des phénomènes composant la manipulation parasitaire n'est pas aussi immédiate que pour les autres cas de l'éthologie classique. La description des phénomènes repose sur le modèle ou, si l'on préfère, la construction du modèle s'appuie sur la description de phénomènes qui ne sont pas immédiatement donnés (observés directement au sens de Shapere).

l'interprétation rigoureuse du modèle. Cela n'est guère surprenant puisque l'objectif de l'élaboration et de l'usage d'un modèle est précisément de dépasser l'intuition immédiate. Un exemple semble s'imposer. L'observation d'une bouse de vache, et de l'activité de l'espèce des mouches scatophages, pourrait donner lieu à plusieurs descriptions (ou modèles verbaux sommaires) plus ou moins précises. Parmi elles : 1° Les mouches se distribuent sur la bouse en fonction de la densité du groupe ; ou 2° Les mouches mâles se distribuent sur la bouse en fonction de la densité des mouches femelles. En fait, sans l'hypothèse d'une maximisation de l'aptitude phénotypique, sans l'élaboration du modèle de Parker, il serait très difficile, voire impossible, de concevoir que la distribution des mâles, et elle seule, répond au principe de la distribution libre idéale.

Ce n'est qu'après la vérification empirique de l'interprétation du modèle qu'une description causale-mécaniste permet de se prononcer sur la validité de l'hypothèse de départ et, éventuellement, d'inférer une fonction. Dans la démarche de Parker, l'hypothèse de départ (l'influence de la sélection naturelle sur la distribution), par le truchement d'une seconde hypothèse (la distribution libre idéale comme effet de la maximisation de l'aptitude phénotypique), est constitutive de la structure même du modèle. La confirmation de l'hypothèse ne tient donc plus seulement à l'adéquation empirique du modèle avec le monde, dans plusieurs cas difficile à apprécier, mais, aussi, à la cohérence syntactique de la structure dans laquelle elle prend part. Il apparaît maintenant évident que la cohérence syntactique de la structure, fondée sur un formalisme abstrait, met à l'œuvre des relations qui ne peuvent être directement appréhendées comme mécanismes. D'où l'importance de l'interprétation du modèle, et non pas de la description immédiate des phénomènes que prennent en charge le modèle, pour l'élaboration d'une explication fonctionnelle.

Chapitre VI

Principes architectoniques

6.1 Introduction

Au terme de notre analyse synchronique de l'étude du comportement animal par l'éthologie classique et l'écologie comportementale, un dernier aspect de la question reste encore à traiter. Il s'agit de l'objet même des investigations, commun aux deux disciplines : le comportement animal. Ainsi, après avoir porté notre attention sur la méthodologie déployée pour l'étude des actions animales, il convient maintenant de nous attarder à la façon dont cet objet est appréhendé à travers la pratique scientifique. D'entrée de jeu, la tâche s'annonce délicate car il est loin d'être évident que, pour l'ensemble d'une discipline (et même en sélectionnant une très brève période dans le développement de celle-ci), il soit possible de dégager une conception unitaire de ce que pourrait être le comportement animal. Les nombreux points de divergence entre Lorenz et Tinbergen que nous avons brièvement exposés au Chapitre II en donnant un aperçu. Pour autant, cette difficulté évidente ne saurait complètement interdire l'analyse de la notion. De même que l'examen des méthodes propres à chaque discipline nous renseigne sur la façon dont le comportement animal est appréhendé comme objet scientifique, l'examen des relations qu'entretient le comportement animal avec certaines autres notions peut nous permettre d'en mieux comprendre la conceptualisation.

Ainsi, l'approche que nous privilégions pour aborder les principes architectoniques qui structurent les deux disciplines puise dans ce que nous avons désigné comme l'information d'arrière-plan. Cette connaissance, parce qu'elle participe à la construction de ce qui est ou sera observé, peut nous permettre de mieux circonscrire la notion de comportement animal et, ainsi, de dégager certaines distinctions supplémentaires entre les deux disciplines. A ce stade de notre analyse, il nous faut maintenant nous intéresser aux rapports qu'entretient le comportement, tel qu'il est conceptualisé dans l'éthologie classique et l'écologie comportementale, avec l'environnement, l'homme, la causalité et, pour terminer, avec l'opération d'individuation.

6.2 Le comportement en regard de l'environnement de l'organisme

Pour les éthologues et leurs successeurs écologues, la notion d'environnement demeure centrale pour l'investigation. En effet, héritiers d'un naturalisme de terrain (section 1.3), les deux groupes de scientifiques ne peuvent concevoir le comportement d'un organisme sans une prise en compte du milieu et des conditions dans lesquels celui-ci vit. En tant qu'elles sont façonnées par la sélection naturelle, les actions animales ne font sens que dans la mesure où elles sont étudiées en considérant les conditions dans lesquelles elles évoluent ou ont évolué. Pour les éthologues classiques, l'investigation de terrain est élevée au rang de vertu. En fait, il importe pour eux de prendre leurs distances par rapport à la tradition expérimentale de l'anatomie comparée, se poursuivant sous la forme plus sophistiquée d'une psychologie expérimentale et comparée. Pour les éthologues, à la différence des behavioristes, il ne s'agit pas de dévoiler certains potentiels des organismes étudiés, mais plutôt de déchiffrer leurs actions, ainsi que les déterminants de ces actions. Cette démarche ne peut être menée adéquatement que si l'animal est étudié dans son environnement, ou dans des conditions qui en sont proches. Au-delà du désir de circonscrire l'ensemble des interactions écologiques dans lesquelles l'organisme est impliqué –ce qui ne deviendra pas non plus une fin de l'écologie comportementale–, c'est plutôt un impératif méthodologique qui permet de comprendre le rôle central qu'occupe l'environnement dans la pratique éthologique. En effet, pour les éthologues classiques, bien avant d'entamer l'investigation d'un problème spécifique, il importe de se familiariser avec

l'espèce d'intérêt. Pour ce faire, pour acquérir une connaissance générale de celle-ci, les éthologues procèdent à une description complète de l'ensemble de son « répertoire comportemental ». Il s'agit de compiler un inventaire des actions de l'organisme de manière à établir un portrait global de ses comportements, et ainsi éviter certaines erreurs d'interprétation³⁵⁰. Ainsi, l'élaboration de l'éthogramme d'une espèce, même incomplet et général, représente une étape préliminaire indispensable de l'investigation d'une coordination motrice particulière³⁵¹. L'observation préalable de l'organisme dans son environnement permet non seulement d'éviter les erreurs de perspectives, inhérentes à un point de vue limité sur un sujet, mais, encore, de sélectionner la méthode expérimentale adéquate pour l'investigation d'un problème³⁵². De façon complémentaire, c'est aussi sur ces descriptions que repose la formulation d'inférences à caractère taxonomique³⁵³.

L'approche de la relation animal-environnement de l'écologie comportementale tend à être moins générale, moins idéalisée et plus focalisée sur la problématique étudiée. D'abord, l'idée d'un « habitat naturel » de l'organisme est considérablement modifiée par la prise en compte des modifications anthropiques des milieux. L'habitat actuel d'un organisme peut ne pas rendre compte des conditions ancestrales dans lesquelles l'espèce a évolué³⁵⁴. Aussi, dans la communication des résultats, le caractère expérimental de la démarche prend nettement le dessus sur la description des phénomènes observés, confirmant ainsi le diagnostic établi par Tinbergen³⁵⁵. Ce déplacement opéré dans l'étude du comportement, davantage que la seule traduction de l'impératif économique qui a

³⁵⁰ Tinbergen, N., 1974 [1951], pp. 7-8.

³⁵¹ La rédaction d'un éthogramme consiste en la compilation du répertoire des actions motrices de l'organisme individuel, et implique la prise en compte de la durée des séquences dans le cas d'activités qui se prolongent (Stuart, A. E., Hunter, F. F. et Currie, D. C., 2002, p. 134). Dans les mots de Tinbergen, les éthogrammes étaient à l'époque « des articles d'une centaine de pages qui contiennent tout ce que nous désirions savoir sur une espèce » (Tinbergen, N., 1963, p. 412). Le terme éthogramme aurait été utilisé pour la première fois par Gerrit François Makkink (1907-2006) dans un article de 1936 (Makkink, G. F., 1936, Schleidt, W. M., 1985, p. 322). Dans la biologie du comportement actuelle, les éthogrammes tendent à être plus spécialisés, étant construits non pas à partir de tout le répertoire des séquences d'actions, mais en fonction de certaines catégories de comportements définies a priori. Voir, à titre d'exemples, l'éthogramme du comportement de prédation chez les grands carnivores (MacNulty, D. R. et Smith, D. W., 2007), ou celui des interactions sociales chez les grues (Ellis, D. H., Swengel, S. R., *et al.*, 1998).

³⁵² Tinbergen, N., 1974 [1951], p. 12.

³⁵³ Voir, par exemple, Tinbergen, N., 1959.

³⁵⁴ Lack, D., 1965, pp. 238-240.

³⁵⁵ Tinbergen, N., 1963, p. 412.

marqué l'évolution des journaux scientifiques³⁵⁶, traduit une modification du rapport de l'investigateur à l'environnement de l'animal. Alors qu'en éthologie tous les efforts sont faits pour que l'étude se déroule dans les conditions les plus naturelles possibles –la nature présentant à l'éthologue avec des variables à étudier³⁵⁷–, en écologie comportementale, il importe plutôt de maîtriser au mieux l'influence de facteurs environnementaux confondants susceptibles de rendre l'interprétation des résultats ambiguë. Il ne s'agit pas seulement de s'assurer de la rigueur du protocole, ou de la possibilité de répéter les observations. La plupart des scientifiques intéressés par le comportement animal étaient conscients de ces impératifs³⁵⁸. Pour exercer une plus grande maîtrise des variables environnementales, deux approches, habituellement utilisées de façon conjointe, sont principalement utilisées. D'abord, et en rupture avec un certain idéal éthologique, les écologues délaissent volontiers le terrain si le laboratoire leur confère de meilleures possibilités d'investigation. Certes, les éthologues ont aussi travaillé en milieu contrôlé ou semi-contrôlé, mais seulement dans la mesure où le système de phénomènes d'intérêt ne peut être appréhendé autrement. Il suffit de songer aux nombreux travaux de Tinbergen sur l'épinoche à trois épines. En comparaison, et le travail de Parker l'illustre très bien, le terrain qui intervient dans les démarches écologiques, ne serait-ce que pour des questions de comptage et de repérage des individus, est un environnement quadrillé, maîtrisé de façon à exclure un maximum de facteurs confondants. Bien sûr, quand il s'agit pour l'écologue de travailler dans l'enceinte du laboratoire, le recours aux données concernant l'environnement de l'organisme demeure indispensable pour assurer la pertinence, d'une part, des questions scientifiques formulées et, d'autre part, des conditions dans lesquelles l'expérimentation se déroule.

Ensuite, l'autre méthode permettant de réduire l'influence de certains facteurs environnementaux sur les résultats consiste à établir un jugement statistique sur les échantillons de données récoltées. Divers outils peuvent être utilisés afin d'analyser les relations entre des variables mesurées, qu'il s'agisse d'attester de la force des relations

³⁵⁶ La création de nouveaux journaux scientifiques, ainsi que l'internationalisation progressive des titres plus anciens, ont inévitablement entraîné une compétition de nature économique. Pour un exemple explicite, accompagné d'un changement de politique éditoriale écartant les travaux de nature descriptive, voir Malmer, N. et Ranta, E., 1999.

³⁵⁷ Klopfer, P. H., 1973, p. 34.

³⁵⁸ Voir, notamment, Schneirla, T. C., 1950, pp. 1022-1025.

(corrélation), la partition de la variance entre plusieurs variables (analyse de variance) ou encore, la correspondance entre plusieurs variables quantifiées (analyse factorielle de correspondance). Cette approche confère en fait aux écologues un précieux outil pour établir l'objectivité des entités et des relations circonscrites par l'investigation, que l'expérimentation ait été conduite en laboratoire ou sur le terrain. Ainsi, à l'aide des techniques statistiques, c'est un regard pénétrant sur le comportement qui se développe et, par conséquent, une meilleure connaissance des interactions organisme-environnement. C'est en ce sens que les écologues poursuivent, d'une façon certes plus morcelée, mais aussi plus efficace, ce que les éthologues classiques considéraient comme accessible uniquement à travers l'observation attentive et générale de l'animal : une connaissance exhaustive des relations de l'organisme à son milieu.

Pour l'essentiel, cet idéal d'une connaissance exhaustive des interactions de l'animal à son environnement, contribue à définir l'une des limites importantes de l'approche éthologique. En effet, s'intéressant aux interactions « naturelles » de l'organisme dans son milieu, les éthologues orientent leurs investigations strictement en regard de ce qui est actuel dans les phénomènes. Pour le formuler autrement, ils tentent de comprendre ce qui leur est immédiatement observable. En commençant à s'intéresser à ce qui est non plus seulement actuel, mais aussi possible, notamment à travers l'approche adaptationniste, de nouvelles perspectives d'investigation s'ouvrent aux biologistes du comportement. L'usage de contrefactuels permet ainsi de construire et de tester empiriquement des hypothèses plus élaborées concernant l'écologie et l'évolution du comportement animal. Le cas d'étude faisant appel à la mouette rieuse, à bien des égards précurseurs de l'écologie comportementale, en donne un exemple caractéristique. Tinbergen et son équipe postulent que le comportement d'enlèvement des fragments de coquille confère un avantage en termes d'aptitude phénotypique par rapport à son absence chez cette espèce. L'évocation du contrefactuel (la mouette n'enlève pas les fragments) ouvre la possibilité d'élaborer une approche expérimentale testant l'hypothèse de l'avantage du comportement. Ainsi, à travers la manipulation de variables (couleurs et formes des objets enlevés par la mouette, proximité des objets du nid), les investigateurs identifient non seulement les déterminants du comportement mais, aussi, ils se donnent la

possibilité d'en confirmer la fonction adaptative. D'une façon générale, l'usage d'hypothèses contrefactuelles par les écologues dissout une large part de la dichotomie entre investigation en milieu naturel et investigation en milieu contrôlé. Les travaux sont conduits non pas en fonction d'un naturalisme naïf, mais plutôt en regard de standards d'objectivité scientifique et des possibilités matérielles de réalisation du projet. Mener une expérimentation sur un système de phénomènes naturel impose de l'observer de façon artificielle.

6.3 La démarche anthropocentrique de l'étude du comportement animal

Les biologistes du comportement animal, qu'ils nous soient contemporains ou qu'ils appartiennent à la première moitié du siècle précédent, ont toujours considéré leurs travaux comme pertinents pour la connaissance de l'homme. Non pas que les investigations réalisées contribuent directement à la connaissance de l'espèce humaine, ou encore qu'elles soient immédiatement transférables à cette dernière³⁵⁹. Plutôt, le progrès que représente une meilleure compréhension des mécanismes et des déterminants du comportement animal, évoque la possibilité d'inférer une forme naturelle de normativité, voire une morale à caractère évolutionniste. Bien qu'il ne soit pas toujours formulé de façon explicite, ce projet n'en demeure pas moins omniprésent dans les écrits de nombreux éthologues et écologues³⁶⁰. En fait, la réflexion sur le comportement humain est partie intégrante de l'histoire naturelle et peut être retracée depuis l'œuvre d'Aristote jusqu'à nos jours, en

³⁵⁹ Dans les investigations du comportement humain qui ne se préoccupent pas directement des états psychologiques ou mentaux, le travail sur le comportement animal est importé essentiellement selon deux modalités. Dans la première, ce sont essentiellement les techniques d'observation et de description qui sont exploitées. Par exemple, Tinbergen, dans les dernières années de sa vie a travaillé sur l'autisme (Tinbergen, E. A. et Tinbergen, N., 1972, Tinbergen, N., 1974, et Tinbergen, N. et Tinbergen, E. A., 1983). Dans la seconde perspective, c'est l'usage du cadre évolutionniste, notamment à travers la formulation d'hypothèses adaptationnistes, qui est importé dans l'investigation. L'écologie comportementale humaine, comme sont pendant animal, traite des interactions entre le comportement et des facteurs environnementaux. Par exemple, des liens entre l'approvisionnement en nourriture et la distribution des ressources chez certains peuples de chasseurs-cueilleurs (Hawkes, K., O'Connell, J. F. et Rogers, L., 1997).

³⁶⁰ Pour les éthologues, nous pouvons spontanément évoquer Tinbergen, N., 1974 [1951] (la dernière section, intitulée « The Ethological study of Man », pp. 205-210), Lorenz, K. Z., 1966, Morris, D., 1967 ou Tinbergen, N., 1968.

passant évidemment par Buffon et Darwin³⁶¹. Ainsi, en éthologie comme en écologie comportementale, lorsque l'investigation alimente des réflexions de nature extrascientifique, c'est tout naturellement nos actions, et ce qui les fonde ou les motive, qui occupent la place centrale.

Mais les rapports de l'homme aux comportements animaux ne se limitent pas aux inférences politiques, morales ou psychologiques qui peuvent être effectuées à partir de l'observation des organismes. La démarche inverse, celle qui consiste à utiliser des inférences fondées sur la connaissance de l'homme pour comprendre et étudier les actions des organismes, présente un intérêt plus immédiat pour notre réflexion. La démarche anthropomorphiste, puisque c'est ce dont il s'agit, constitue à la fois un obstacle épistémologique tenace et l'une des heuristiques les plus puissantes pour l'étude du comportement. L'anthropomorphisme, ou l'inférence de phénomènes subjectifs ne pouvant être objectivement observés chez l'animal, pose une difficulté considérable lorsqu'il intervient dans l'explication causale. En insérant un élément psychologisant à l'intérieur d'une explication qui devrait d'abord être physiologique, l'attitude anthropomorphe véhicule de fausses conclusions, inhibant ainsi la poursuite de l'investigation³⁶². L'anthropomorphisme est un obstacle épistémologique d'autant plus redoutable qu'il pourrait très bien ne pas être le seul fruit de notre culture humaine sophistiquée, et découler d'un avantage sélectif de l'empathie envers l'animal à un moment de l'histoire évolutive humaine³⁶³. Quoi qu'il en soit, comme nous le verrons dans ce qui suit, l'anthropomorphisme intentionnel, ou anthropomorphisme factice, se présente non seulement comme une astuce langagière permettant de simplifier le discours scientifique mais, aussi, comme un moyen efficace de générer des hypothèses concernant la fonction adaptative d'un comportement³⁶⁴.

³⁶¹ Voir par exemple, en ordre chronologique, Aristote, 1994 (« Les caractères des animaux », 68a5-68b20), Buffon, G.-L. L., 1749a (« Histoire naturelle de l'homme », pp. 429-603), Buffon, G.-L. L., 1749b (« Variétés dans l'espèce humaine », pp. 371-530), Darwin, C., 1871 (Chapitre II et III, « Comparison of the Mental Powers of Man and the Lower Animals », pp. 34-106).

³⁶² Tinbergen, N., 1974 [1951], pp. 4-5.

³⁶³ Kennedy, J. S., 1992, p. 31.

³⁶⁴ *Ibid.*, p. 9.

Considérant son caractère scientifique ambivalent, il n'est donc pas étonnant que la question de l'anthropomorphisme ait été soulevée de manière récurrente dans l'étude du comportement³⁶⁵. Encore aujourd'hui, cette question demeure pertinente puisqu'au moins une discipline scientifique, l'éthologie cognitive, se réclame ouvertement d'une approche anthropomorphiste, mais non anecdotique³⁶⁶. Ainsi, l'éthologie cognitive se définit elle-même comme étant « la science unificatrice visant la compréhension de la vie subjective, émotionnelle, empathique et morale des animaux »³⁶⁷. Contre l'approche éthologique originale qui excluait catégoriquement cette alternative, l'éthologie cognitive aspire à compléter la description du comportement à l'aide d'explications de type cognitif, postulant la nécessité de ce genre d'interprétation pour une compréhension générale du comportement³⁶⁸. Pour l'essentiel, tout ce que partagent les deux disciplines, c'est l'importance accordée à l'observation minutieuse et une connaissance développée du sujet de l'investigation³⁶⁹.

³⁶⁵ Le caractère périlleux de l'investigation des subjectivités animales et humaines est identifié de longue date. Voir, par exemple, Mast, S. O., 1918, p. 583.

³⁶⁶ L'épithète « éthologie cognitive » a été posé par Donald R. Griffin (Griffin, D. R., 1976), mais la démarche propre à ce champ d'investigation prend ses racines dans les travaux même de Darwin, notamment dans *The Expression of Emotions in Man and Animals* (Ristau, C. A., 1992, p. 125). En regard du comportement animal, les anecdotes visant à rendre compte de facultés cognitives analogues à celles de l'homme procèdent selon trois plans. Aux anecdotes visant à (1) démontrer une habilité à raisonner s'ajoute (2) celles illustrant supposément un comportement social développé, et (3) celles où des émotions caractéristiques de l'homme (sympathie, honte, courage, etc.) sont en apparence révélées (Warden, C. J., 1928, p. 491). Kennedy, J. S., 1992, p. 9, regroupe plutôt les expressions de l'anthropomorphisme autour de trois types d'expériences mentales : les émotions (plaisir, douleur, etc.), les motivations (le but d'une action) et la pensée (plus ou moins indépendante de l'action motrice).

³⁶⁷ Bekoff, M., 2006, p. 74.

³⁶⁸ Certains ont joué de l'apparente filiation épistémologique liant l'éthologie cognitive à l'éthologie classique. Le plaidoyer qu'ils développent en faveur de l'éthologie cognitive est essentiellement élaboré autour de l'importance du pluralisme dans l'explication du comportement animal. Comme ce pluralisme était déjà présent dans l'éthologie classique (les quatre questions de Tinbergen), les auteurs estiment qu'il peut encore être enrichi par l'interprétation cognitive (Jamieson, D. et Bekoff, M., 1992). Ailleurs, l'un de ces auteurs défend non plus un pluralisme épistémologique (de méthode), mais un pluralisme épistémique (de connaissance). Il argumente, à la façon de Feyerabend, que la science n'étant qu'interprétations de données, il n'existe aucun motif a priori d'exclure l'interprétation subjective à la faveur d'une interprétation objective (Bekoff, M., 2006, pp. 90-91).

³⁶⁹ Allen, C., 2004, pp. 593-597.

Sans nous aventurer dans une analyse exhaustive de la notion d'anthropomorphisme –ce qui par ailleurs a été amorcé avec une remarquable clarté³⁷⁰–, nous allons nous limiter à expliciter deux catégories d'anthropomorphisme : l'anthropomorphisme interprétatif et l'anthropomorphisme imaginatif³⁷¹. Entendu comme regroupant les cas où « [...] des prédicats mentalistes sont assignés aux animaux sur la base de leurs comportements », l'anthropomorphisme interprétatif est celui qui est le plus souvent débattu, dénoncé ou défendu en regard des travaux portant sur la cognition animale. C'est donc vers celui-ci que nous dirigeons d'abord notre attention.

Bien que l'éthologie classique et l'écologie comportementale s'intéressent à l'étude des comportements animaux, il a toujours été assez clair que ce sont les actions et les séquences d'actions, et non les éventuels processus cognitifs coordonnant celles-ci, qui demeurent le véritable objet d'investigation. La question de l'anthropomorphisme s'impose néanmoins en raison du langage utilisé par les scientifiques dans leurs communications. Comme en témoigne *On Aims and Methods*, la tendance à décrire les phénomènes en des termes anthropomorphiques était toujours présente, quoique sous des formes de plus en plus subtiles, dans les dernières années de l'éthologie classique³⁷². Dans la pratique qui lui est contemporaine, Tinbergen souligne la survivance d'un anthropomorphisme interprétatif qu'il identifie, avec ses contemporains, par l'expression de subjectivisme. Pour l'éthologue, le subjectivisme est cette tendance à « [...] expliquer un comportement animal par une expérience subjective, c'est-à-dire par un processus qui, par définition, ne peut être observé que par le sujet lui-même »³⁷³. Autrement dit, l'investigateur s'approprie le point de vue de l'organisme en se glissant, pour ainsi dire, sous la peau de celui-ci. Tinbergen remarque que l'usage de concepts tels que *l'apprentissage* et *le jeu* demeure imprégné d'une certaine part de subjectivisme, essentiellement parce que ces concepts n'ont pas été définis de façon

³⁷⁰ Keeley, B. L., 2004, argumente efficacement que l'accusation d'anthropomorphisme est erronée, quoiqu'elle désigne avec raison une erreur de catégorie de la part de l'accusé. D'abord, l'anthropomorphisme ne possède pas de lien nécessaire avec la pratique anecdotique qui lui est généralement associée. Observation anthropomorphe et anecdote constituent deux difficultés différentes.

³⁷¹ La distinction est de Fisher, J. A., 1990, cité par Keeley, B. L., 2004, p. 529.

³⁷² Tinbergen, N., 1963, p. 413.

³⁷³ Traduction libre de Ibid., p. 413.

adéquate, c'est-à-dire objectivement³⁷⁴. Aussi, pourrions-nous renchérir, parce que, bien souvent, une certaine ambiguïté subsiste quant à la fonction (descriptive ou interprétative) attribuée à ces concepts dans la pratique scientifique. Sans une définition rigoureuse, et sans des critères logiques ou empiriques permettant de départager les usages légitimes des usages abusifs, des termes tels qu'apprentissage et jeu entretiennent inévitablement une relation analogique avec leurs équivalents strictement anthropocentriques. Pour que des concepts à la charge anthropomorphique aussi importante puissent être utilisés dans l'interprétation, il importe que l'analogie soit adéquatement contrôlée. Néanmoins, dans la mesure où l'emploi d'expressions à caractère subjectiviste demeure confiné à la description des actions animales –qu'il participe à distinguer deux séquences d'actions par exemple–, les conséquences pour l'investigation peuvent rester limitées. C'est précisément parce qu'il n'est pas toujours aisé de distinguer la description de l'interprétation d'une séquence d'actions que la question de l'anthropomorphisme se pose encore aujourd'hui³⁷⁵.

C'est dans ce contexte qu'il convient d'introduire l'anthropomorphisme imaginatif ou, dans un vocable plus rigoureux, l'anthropomorphisme heuristique. Dans l'étude du comportement, l'usage des concepts d'apprentissage et de jeu peut positivement contribuer à la démarche de deux façons. D'abord, l'usage de ces termes, lorsqu'ils sont préalablement circonscrits, contribue à rendre le discours plus synthétique. Il s'agit alors d'établir un compromis entre la concision du propos et sa discursivité. Par exemple, l'exactitude de ce que véhicule un concept comme celui d'apprentissage demeure tributaire du contexte de son utilisation. En effet, puisque le concept peut être évoqué pour la description du phénomène d'imprégnation, pour départager l'origine des déterminations de séquences d'actions (apprentissage versus détermination génétique), pour distinguer des théories de l'apprentissage, ou encore pour identifier des types distincts d'apprentissage (imitation, conditionnement, etc.), son usage implique des spécifications différentes et plus

³⁷⁴ Ibid., p. 413.

³⁷⁵ Le thème de l'apprentissage par imitation illustre bien cette difficulté. Ainsi, contrairement à ce qui était envisagé au départ, les mésanges aptes à ouvrir une bouteille de lait ne copient qu'en apparence les mouvements d'un autre individu. Un examen plus approprié du phénomène indique que l'interprétation initiale, la plus intuitive parce qu'influencée par une aptitude humaine, est inexacte. Il s'agit bien d'un apprentissage, mais d'un apprentissage par accentuation locale (*local enhancement*) (Sherry, D. F. et Galef, J. B. G., 1984, Sherry, D. F. et Galef, J. B. G., 1990).

ou moins rigoureuses³⁷⁶. Cette tension qu'impose l'usage de certains termes, issus de notre connaissance de l'espèce humaine, ou même de notre seule expérience subjective individuelle (du langage vernaculaire), demeure omniprésente dans la pratique de l'écologie comportementale. Comme le mentionnent Allen et Hauser (1991), des termes comme stratégie, tromperie, tricherie, viol ont été volontairement introduits dans la pratique de cette discipline³⁷⁷.

L'usage que font les écologues de termes anthropomorphiques peut être distingué de celui de leurs prédécesseurs éthologues en raison de leurs positions distinctes en regard du système nerveux animal. Dans la mesure où l'investigation des éthologues classiques se concentre essentiellement sur la compréhension des mécanismes qui dirigent les actions animales, il leur est difficile de faire complètement abstraction des processus neurophysiologiques. Certes, ils assimilent la cognition animale à une boîte noire³⁷⁸, dont le contenu n'est pas postulé a priori, mais connu par inférence à l'aide des données qui y entrent (environnement) et de celles qui en sortent (séquences d'actions)³⁷⁹. Cependant, même si leurs spéculations en regard du contenu de cette boîte noire (ou de son organisation), demeurent limitées, elles contribuent certainement à entretenir un flou autour de notions a priori anthropomorphiques. Par exemple, l'analogie de l'énergie spécifique d'action n'est pas sans conséquence pour la compréhension de certains phénomènes comportementaux. Postulée comme s'accumulant dans le centre d'un comportement

³⁷⁶ Pour l'usage du concept d'apprentissage en rapport avec l'imprégnation, voir Lorenz, K. Z., 1970 [1935] ; avec la question de l'origine de la détermination, voir Riess, B. F., 1950 ; avec un examen de différentes approches théoriques, voir Estes, W. K., 1956.

³⁷⁷ Allen, C. et Hauser, M. D., 1991, p. 222

³⁷⁸ La notion de « boîte noire » appartient au domaine de l'électronique. Pour se faire une idée de son usage analogique dans les sciences du comportement, il est nécessaire de nous intéresser à cette discipline, et plus particulièrement à la notion de quadripôle. Notion mathématique développée par Franz Breisig (1868-1934), le quadripôle est un composant à vocation électrique possédant deux entrées et deux sorties (Huggins, W., 1956, p. 210, Belevitch, V., 1962, p. 849). Sa particularité est de permettre aux signaux électriques de sortie d'être de nature différente des signaux électriques d'entrée, sous l'effet d'une fonction de transfert. Lorsque cette fonction mathématique est pleinement décrite, il s'agit d'un circuit. Lorsque la fonction doit être inférée à partir des entrées et sorties, il s'agit d'une boîte noire.

³⁷⁹ Delius, J. D., 1969, p. 142.

particulier (IRM –*Innate Releasing Mechanism*)³⁸⁰, un mécanisme nerveux hypothétique, cette énergie se dissipe lorsque la séquence de comportement est exécutée. A l'inverse, lorsque certains stimuli environnementaux initialement présents disparaissent, notamment l'objet vers lequel est dirigée une séquence comportementale (le partenaire sexuel, ou un compétiteur), cette énergie spécifique d'action peut spontanément se décharger sous la forme d'une activité de déplacement, une séquence de comportements qui n'est pas « appropriée » au contexte³⁸¹. La logique de cette explication s'avère très simple : l'énergie accumulée dans le centre d'un comportement, ne pouvant être ni dirigée vers le stimulus ayant engendré l'accumulation, ni se dissiper passivement, est libérée intégralement sans égard pour le contexte. Les écueils anthropomorphiques de cette conception sont patents. De manière générale, la notion d'activité de déplacement implique que certains types d'activité de l'organisme, ou certaines séquences d'actions, seraient plus appropriés que d'autres dans des contextes déterminés, c'est-à-dire dans les conditions entraînant l'accumulation d'une énergie spécifique particulière. Pour attester de l'adéquation du contexte au comportement exécuté, les éthologues classiques procèdent essentiellement à partir de leurs connaissances personnelles, et donc subjectives, de l'espèce étudiée³⁸². De plus, contribuant encore à teinter d'anthropomorphisme leur démarche, c'est sur la base d'observations que les éthologues infèrent, pour chaque activité particulière de l'organisme, un centre spécifique où s'accumule l'énergie. Ainsi, l'activité animale instancie l'action d'un centre d'énergie spécifique, qui, en retour, définit par la négative le registre des activités de déplacement lui étant associées, ainsi que leurs contextes particuliers d'exécution. En dépit du fait que l'observation d'une activité sert de point de départ, le centre d'énergie spécifique inféré n'en acquiert pas moins une certaine autonomie épistémologique, et oriente l'investigation. Dans la mesure où chacun de ces centres d'énergie participe à l'intégration de plusieurs stimuli, et dans la mesure où chacun d'eux

³⁸⁰ Le statut de ces centres demeure débattu à l'époque. Certains auteurs considèrent que les principaux d'entre eux pourraient correspondre à des structures neurophysiologiques effectives. Voir, par exemple, Hinde, R. A., 1953, pp. 215-220, Ewer, R. F., 1957, pp. 601-603.

³⁸¹ Tinbergen, N., 1952, p. 14, offre une présentation de cette approche.

³⁸² Voir, Tinbergen, N. et Van Iersel, J. J. A., 1948, pour un exemple.

peut générer au moins deux alternatives (l'activité et l'activité de déplacement), le modèle détermine en partie le type d'étude pouvant être entrepris³⁸³ :

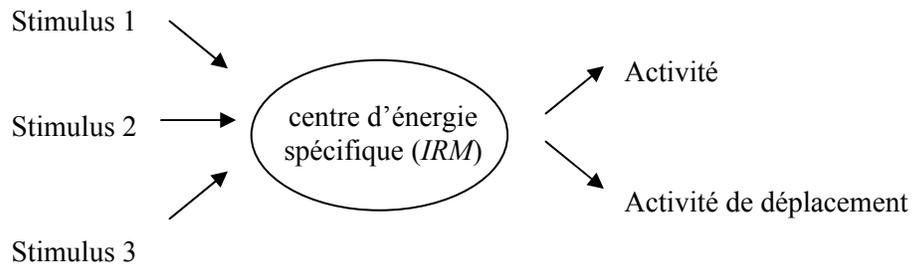


Figure 7 : Représentation d'un centre d'énergie spécifique dans lequel trois stimuli hypothétiques peuvent être intégrés. L'énergie spécifique s'accumulant dans le centre est susceptible d'être dissipée par une « activité standard » ou une « activité de déplacement ».

Du côté de l'écologie comportementale, la nature de l'investigation –concernée essentiellement par les fonctions adaptatives, l'évolution et l'histoire évolutive de traits– rend inutile la plupart des références à l'appareil cognitif des organismes. Seul le thème de la prise de décision, supposant l'intégration d'informations concernant les alternatives perçues, fait référence de façon plus ou moins explicite à un ou des processus computationnels du système nerveux³⁸⁴. Bien qu'elle soit admise, et que l'investigateur s'avance même parfois à émettre certaines hypothèses quant à sa structure interne et les capacités lui étant associées, la boîte noire n'est pas requise par les écologues : ceux-ci peuvent ne pas se préoccuper de son contenu éventuel. Il ne s'agit pas ici d'un refus obstiné

³⁸³ La notion de centre d'énergie spécifique est une variable inférée de la boîte noire à laquelle se heurtent les éthologues classiques. Sober, E., 1998, démontre de façon convaincante que l'inférence d'une variable intermédiaire (ou plus) à partir d'une boîte noire ne joue pas toujours un rôle anodin. En introduisant un terme hypothétique entre des causes et des effets, il y a nécessairement une perte d'informations mais, aussi, la possibilité de générer des hypothèses différentes et plus complexes que le schème d'explication causal standard.

³⁸⁴ Pour un exemple de ce cas de figure, voir Castellano, S., Rosso, A. et Giacoma, C., 2004. Les investigateurs montrent que, chez le crapaud vert (*Bufo viridis*), la femelle distingue clairement entre la puissance d'un appel et la distance de l'émetteur lors de son choix d'un partenaire sexuel. Considérant que la puissance du signal acoustique atteste de la qualité du mâle appelant, et que la distance de l'appel est corrélée avec le coût du choix (risque de prédation plus élevé à distance plus grande), la femelle pourrait effectuer un choix en fonction de son état interne. Cette décision, résultant de l'intégration du signal acoustique et de l'état physiologique, découle d'un processus cognitif (p. 328).

d'aborder la subjectivité, les états mentaux et la cognition des animaux, non plus que d'une négation dogmatique de la possibilité d'une subjectivité animale, mais du constat des difficultés techniques importantes qui sont associées à toutes démarches d'investigation objectives de ce type de phénomènes³⁸⁵. Ainsi, en s'intéressant à la signification écologique des comportements, à la nature des déterminants économiques qui les affectent, ou même aux facteurs qui en dirigent l'ontogénèse, les écologues n'ont aucunement besoin de référer à des entités ou structures cognitives. La façon dont l'information est traitée, ou les modalités de la prise de décision chez les organismes, sont des thèmes faisant appel aux compétences d'autres champs d'investigation, les neurosciences ou la psychologie expérimentale notamment. Sous cette parcimonie toute méthodologique se dessine néanmoins un élément épistémologique fondamental, partagé par l'écologie comportementale et l'éthologie classique. A l'origine du rejet explicite de l'anthropomorphisme par les biologistes du comportement, du moins dans sa version interprétative la plus évidente, réside un postulat à la fois empiriste et réaliste : nos connaissances concernant l'espèce humaine ne peuvent servir de socle, ou de point de départ, à une investigation scientifique des comportements animaux. Ce postulat est empiriste car, en dépit de la récurrence de l'appel à certains éléments « neurocognitifs » abstraits, l'étude de l'action animale se veut d'abord et avant tout expérimentale, tournée vers les phénomènes observables, plutôt qu'idéaliste ou même introspective. Par ailleurs, le postulat est réaliste car il admet l'existence indépendante des entités identifiées de façon générique comme étant les comportements animaux. Bien qu'ils ne partagent pas en tous points la même typologie des actions animales, éthologues classiques et écologues contemporains n'en endossent pas moins une ontologie similaire.

Si certaines réserves peuvent être émises en ce qui concerne l'éthologie classique, il ne fait aucun doute qu'en écologie comportementale, lorsque des termes ou des

³⁸⁵ L'éthologie cognitive défend son programme soit en prônant l'importance d'une pluralité des approches (incluant celles qui ne peuvent être objectives dans l'état actuel des connaissances), soit en accusant ses détracteurs d'être prisonniers d'une forme d'idéologie du scientifique, au sens d'Althusser (Althusser, L., 1974, p. 34). Les mots de Griffin sont édifiants : « Yet despite this liberalization of viewpoint, stubborn residues of positivistic behaviorism are still evident. They seem to centre on an excessive fear of anthropomorphism, apprehension that one may be accused of uncritical sentimentality if one suggest that any nonhuman animal might experience subjective emotions [...] » (Griffin, D. R., 1990, p. xiii).

expressions anthropomorphes sont explicitement utilisés –dans le cadre d’une description par exemple–, ceux-ci sont évoqués à titre analogique. Dans ce contexte, une notion anthropomorphique assimile l’activité de l’organisme à celle d’un agent humain, et traduit ainsi une description parfois complexe en langage vernaculaire. Ce procédé, parce qu’il est simple et flexible, facilite la communication d’idées d’ordre général, d’où son intérêt pour présenter des connaissances à un large public. Mais les écologues utilisent aussi des notions à caractère anthropomorphe dans leur discours scientifique spécialisé. C’est parce qu’ils prétendent être en mesure d’identifier et de maîtriser les écueils associés à une telle pratique que celle-ci demeure admissible³⁸⁶. Néanmoins, un usage judicieux et attentif des termes anthropomorphiques n’est pas, en soi, une garantie de leur complète innocuité. En effet, il n’est pas toujours aisé de déterminer si un auteur utilise une caractérisation anthropomorphique de façon littérale ou de façon imagée³⁸⁷. Certes, il est possible d’argumenter contre cette indétermination textuelle en faisant appel au contexte dans lequel intervient la notion ou la caractérisation ambiguë. Le problème ne s’en trouve que déplacé et, pour le coup, il apparaît encore plus difficile à surmonter : une discipline scientifique peut-elle progressivement s’édifier en continuant d’utiliser des concepts dont la signification change en fonction du contexte ?

L’écologie comportementale apporte une solution partielle à ce flottement. Le fait que la discipline ne se préoccupe pas de l’investigation des émotions et des états mentaux contribue à circonscrire le vocabulaire anthropomorphique admissible, ainsi que les contextes légitimes de son utilisation. L’anthropomorphisme ne peut être considéré comme véritablement heuristique que s’il est contenu à l’intérieur de ces limites. Par exemple, en considérant qu’un organisme *manipule* un hôte intermédiaire, l’investigateur n’insinue pas que le parasite modifie le comportement de son hôte de façon intentionnelle, ou selon un plan dont il aurait la représentation consciente. Tout au plus, l’investigateur signifie-t-il que la modification du comportement est profitable au parasite et défavorable à l’hôte. C’est en ce sens restreint qu’un concept anthropomorphique tel que celui de manipulation simplifie le discours et véhicule des pistes d’investigation potentielles. Ainsi,

³⁸⁶ Kennedy, J. S., 1992, p. 14.

³⁸⁷ Ibid., p. 162.

le terme de *manipulation* invite l'investigateur à s'intéresser à la spécificité de l'altération du comportement de l'hôte, ou à faire l'hypothèse de mécanismes pouvant engendrer ce type de phénomène. Toute l'ambiguïté que suscite l'usage d'expressions ou de caractérisations anthropomorphiques réside dans cette capacité à stimuler l'imagination : la distance séparant l'inférence mentaliste invérifiable de façon objective, l'anecdote concernant un accomplissement extraordinaire d'un organisme particulier et la simple analogie conduisant à une nouvelle piste d'investigation peut être minime. Martin et Bateson (2007), dans leur manuel à l'usage des étudiants en biologie du comportement, évoquent ce compromis essentiel, devant être constamment réévalué pourrions-nous ajouter, sans suggérer de solution concrète pour sa résolution³⁸⁸.

6.4 Le schème causal et l'étude du comportement

La question des relations causales pouvant être associées à l'action (ou à une séquence d'actions) d'un animal a joué un rôle central dans l'inflexion de l'éthologie classique vers l'écologie comportementale. De la même façon que l'anthropocentrisme inhérent à l'investigation, le thème de la causalité en biologie soulève des interrogations qui, bien qu'elles ne touchent qu'épisodiquement la pratique effective de la science –les principaux intéressés se soucient assez peu du sujet–, n'en demeurent pas moins tenaces. Une fois de plus, les réflexions de Tinbergen (même si, en toute rigueur, elles n'entrent pas dans la période associée à l'éthologie classique) abordent sans détour la problématique. Pour l'éthologue néerlandais, la relation de cause à effet permet de circonscrire deux approches distinctes et complémentaires dans l'étude des phénomènes biologiques³⁸⁹. L'une et l'autre ont comme point départ l'assimilation de l'action animale à l'un des membres de cette relation. D'abord, le fait de considérer le mouvement animal comme un effet ouvre l'investigation aux éléments, ou événements, qui précèdent et déterminent

³⁸⁸ Ils écrivent : « Using humane emotions and intentions as *explanations* for animals' actions can impede further attempts to understand behaviour. In general, therefore, you should start by obeying injunction of Occam's razor to explain behaviour in the simplest possible way until you have good reason to think otherwise. Nonetheless, slavish obedience to such a maxim tends to sterilise imagination and, although the possibility of anthropomorphism must be acknowledged, an over-emphasis on its danger can constrain research. » (emphase originale, Martin, P. et Bateson, P., 2007, p. 19).

³⁸⁹ Tinbergen, N., 1963, p. 418.

l'effectuation de la séquence d'actions. Ensuite, toujours selon Tinbergen, le fait d'envisager la séquence d'action comme une cause oriente l'étude en direction de son éventuelle contribution à la survie de l'organisme. A toute fin pratique, l'éthologue reprend la distinction quasi-contemporaine de Mayr entre une biologie dite fonctionnelle (mécaniste) et une biologie évolutionniste (historique)³⁹⁰. Pour Tinbergen, et c'est ce qui ressort de son article programmatique de 1963, l'investigation du comportement appartient aux deux biologies. Il n'est pas envisageable que l'une puisse être utilisée indépendamment de l'autre. Cela est évident, surtout si le comportement est appréhendé en regard de l'avantage biologique qu'il confère à l'organisme³⁹¹. D'une part, la conception du comportement comme avantage est résolument évolutionniste, elle fait intervenir la sélection naturelle pour l'élaboration de l'explication ; d'autre part, elle demeure « fonctionnelle » car il est impossible de postuler un avantage biologique sans une connaissance, même très limitée, des mécanismes qui sous-tendent son organisation. Si l'éthologie classique s'est principalement développée autour d'une biologie fonctionnelle-mécaniste, ce que dénonce justement Tinbergen³⁹², l'écologie comportementale exploite parallèlement les deux types de biologie.

Il importe de prendre la mesure du caractère inédit de cette transformation. L'écologie comportementale arrive à la suite d'une longue phase de développements, dans laquelle la dialectique mécanisme-évolution n'a été appréhendée, pour l'essentiel, que selon les perspectives distinctes qu'offrent chacun des deux termes. En effet, à la période où les études mécanistiques étaient majoritaires, en a succédé une autre où les investigateurs

³⁹⁰ Mayr, E., 1961, p. 1502.

³⁹¹ La notion d'avantage biologique, comme celle de *fitness* en anglais, peut prêter à confusion dans certains de ces usages. Ici, la notion doit être contrastée avec celle de valeur sélective. La valeur sélective est la mesure, au niveau populationnel, du succès d'un allèle (ou d'un groupe d'allèles) relativement à un autre (ou à un autre groupe d'allèles) entre deux générations. Rigoureusement, la notion de valeur sélective n'a donc de sens qu'en référence à des classes d'individus, et jamais aux individus eux-mêmes. L'usage que nous faisons de la notion d'avantage biologique correspond plutôt à ce que les écologues désignent comme l'aptitude phénotypique. Puisque l'étude du comportement s'appuie difficilement sur des bases génétiques, l'appréciation du succès évolutif s'établit sur des bases tout autres. Pour comprendre un comportement animal en regard des forces sélectives qui l'influencent, il est nécessaire de « mesurer, à l'échelle d'un individu, les conséquences en termes de survie et/ou de potentiel reproducteur de la variation [...] sur un trait. » (Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F., 2005a, pp. 38-39).

³⁹² Tinbergen, N., 1963, p. 417.

multipliaient les hypothèses adaptationnistes au sujet de comportements aux déterminations mécanistes mal cernées. Plutôt que d'être appréciée comme le passage d'une biologie mécaniste à une biologie évolutionniste, l'approche contemporaine affiche davantage les caractéristiques d'une synthèse. La dichotomie –l'indépendance relative des approches fonctionnelle et évolutionniste– a progressivement cédé la place à une dialectique, plus riche pour le développement de la connaissance du comportement³⁹³. Celle-ci est omniprésente dans les approches phénotypiques adaptationniste et structurale (investigation des fonctions adaptatives et des processus évolutifs), dans l'approche comparative (investigation des fonctions adaptatives et de l'histoire évolutive) et dans l'approche par réduction (investigation de l'évolution en cours).

A notre sens, la possibilité de concevoir les séquences d'actions comme l'un des éléments d'une relation causale demeure en partie inexploitée dans le traitement de Tinbergen. Le motif le plus évident de cette négligence semble justement être ce partage, caricatural sur le fond, entre les deux biologies. Ainsi, le fait de considérer les études portant sur l'histoire évolutive d'un trait ou d'un comportement comme appartenant à une « biologie évolutionniste », au même titre que les études touchant au caractère adaptatif de ces traits, brouille en partie le schéma causal dans lequel peut être apprécié le comportement. Causes et effets sont confondus en une seule catégorie. En fait, considérées comme des effets, les actions animales peuvent autant être étudiées en regard de leurs déterminations physiologiques et ontogénétiques (les facteurs déclenchant l'effectuation, ou ceux qui participent à la constitution individuelle de cette possibilité), qu'en regard de leurs déterminations phylogénétiques (les facteurs historiques ayant contribué à leur constitution spécifique). De façon réciproque, l'assimilation d'une séquence d'actions à une cause ouvre aussi l'accès à deux champs d'investigation différents. D'une part, comme Tinbergen le souligne, la survie et la reproduction de l'organisme, en vertu de la sélection naturelle, justifient les hypothèses adaptationnistes associées à chacun des comportements observés. D'autre part, les actions animales possèdent aussi des effets que nous pourrions considérer

³⁹³ Stamps, J. A., 1991, p. 338, exprime une conclusion similaire. Au contraire, Bernard Thierry, B., 2005 récuse cette dialectique sur la base de sa contre-productivité. En fait, il semble adopter une conception forte et étroite des catégories de causalité proche et de causalité lointaine, excluant du registre de la première les considérations développementales, et de celui de la seconde les considérations à propos de la contingence historique.

comme strictement locaux d'un point de vue temporel. Par exemple, le fait qu'une abeille exécute certains mouvements a comme effet de transmettre de l'information à une congénère, et ceci peut être apprécié indépendamment de la valeur adaptative d'une telle séquence d'action. Ce cas de figure permet d'illustrer les difficultés potentielles que soulève une proposition anthropomorphique pour l'explication rigoureuse d'un phénomène. Dans une phrase telle que « l'abeille effectue une danse pour communiquer de l'information à ses congénères », une composante intentionnelle est adjointe au rôle biologique du comportement (le « pour communiquer »), et contribue à amalgamer les deux types d'effets. A la lecture d'une telle phrase, il n'est pas aisé d'établir si l'auteur fait allusion au système d'échange d'information, ou au fait que ce système contribue à une fonction (la communication) parce que celle-ci a été sélectionnée sur la base de son efficacité.

Même s'il n'a pas poursuivi jusqu'au bout son intuition d'une compréhension causale de l'investigation du comportement, Tinbergen avait néanmoins une idée très nette de la nécessaire complémentarité des approches dans la connaissance de ce type de phénomènes. Pour notre comparaison de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale, il semble fécond de nous attarder à détailler et à compléter l'analyse originale de Tinbergen. Si nous illustrons par un tableau cette compréhension du comportement selon les termes d'une relation causale, nous obtenons :

	causes de la séquence d'actions	effets de la séquence d'actions
biologie « fonctionnelle »	ontogénèse (développement et physiologie)	activité (action sur l'environnement)
biologie « évolutionniste »	phylogénèse	avantage biologique (adaptation)

Tableau 2 : Décomposition des modalités d'étude du comportement selon deux axes : la conception traditionnelle et la conception causale.

A la lumière de ce tableau, il apparaît assez clairement que le véritable point de départ de l'investigation éthologique appartient à la biologie dite fonctionnelle, et considère le comportement à la fois sous l'angle de son ontogénèse et comme le résultat de l'exécution d'une séquence d'actions. En d'autres mots, les éthologues s'intéressent autant à ce qui cause le comportement qu'aux effets immédiats que celui-ci engendre. D'abord, et comme l'illustrent les cas d'étude dont nous avons traités, les éthologues témoignent d'un intérêt marqué pour l'identification des modalités physiologiques (et dans une plus faible mesure développementales) à l'origine du phénomène. Ainsi, Von Frisch élucide les liens entre certaines données environnementales, des séquences de mouvements et l'activité des congénères. Lorenz démontre l'effet de certains stimuli appliqués à des périodes précises du développement et de l'attachement de l'oison. Tinbergen et son équipe s'interrogent au sujet du type de stimuli nécessaires pour initier un comportement d'enlèvement des fragments de coquilles et, de façon corrélée, aux conséquences immédiates de l'effectuation de ce comportement. En regard des exemples précédents, il s'agit pour l'investigateur d'établir les effets qu'engendrent une danse particulière, l'attachement d'un oison à une entité, ou encore la disparition des fragments de coquille du nid. Ainsi, et pour schématiser, parce qu'elle s'interroge aussi bien sur les déterminants du comportement (ses causes) que sur la détermination de l'environnement par le comportement (ses effets), l'éthologie classique se donne comme un exemple paradigmatique de la biologie fonctionnelle. Néanmoins, à ce schème de raisonnement très simple, trois raffinements, importants mais aux fortunes diverses, doivent être traités.

Dans la section précédente, nous avons succinctement abordé les efforts de l'éthologie classique pour appréhender l'organisation neurocognitive des séquences d'actions animales. En regard du tableau qui précède, il apparaît évident que ces tentatives visaient essentiellement à comprendre comment des causes physiologiques, la perception de certains stimuli par exemple, s'associent pour engendrer le comportement conçu comme effet sur l'environnement. Autrement dit, il s'agissait de comprendre le lien entre la perception et l'intégration de certaines informations, et l'effectuation d'un comportement par l'organisme. C'est dans ce contexte que l'intérêt pour les activités de déplacement doit être restitué afin de prendre tout son sens. D'autant plus que l'objectif des travaux sur le

sujet était double. D'abord, il s'agissait d'établir la distinction entre 1° l'exécution d'une séquence de mouvements, à la suite d'une cause physiologique (perception par exemple), engendrant un comportement, ou une action sur l'environnement ; et 2° l'exécution d'une séquence de mouvements, à la suite d'une cause physiologique, ne pouvant être considérée comme un comportement « standard » en raison de son caractère incomplet ou du contexte inapproprié dans lequel elle est exécutée³⁹⁴. Ensuite, de cette distinction entre activités sur l'environnement et activités de déplacement, les éthologues devaient apporter une explication. L'association du tableau 2 et de la conception lorenzienne de l'organisation neurocognitive permet de comprendre les deux hypothèses principales servant à expliquer le rôle des activités de déplacement³⁹⁵. Bien que ces deux hypothèses abordent la séquence d'action « déplacée » comme l'effet d'une cause physiologique intervenant dans un contexte inadéquat, elles diffèrent néanmoins quant aux conséquences, ou effets, de l'exécution de la séquence. D'une part, la séquence d'action pouvait être conçue comme un effet dissipatif, un exutoire (*outlet*), indépendant du répertoire comportemental signifiant de l'organisme, et donc sans conséquence proximale. Dans le langage de l'époque, l'organisme a accumulé une énergie spécifique qui ne peut qu'être dépensée, même dans un contexte non pertinent. D'autre part, et dans un contexte plus restreint, la séquence pouvait être identifiée à un déclencheur social (*social releaser*). Dans ce second cas de figure, l'activité de déplacement engendre cette fois un effet sur l'environnement, notamment sur les congénères, autre que celui découlant de l'exécution standard de la séquence. Contrairement à la première hypothèse, la seconde offre l'avantage de positionner les activités de déplacement concernées dans une perspective plus large, offrant ainsi une prise forte pour la biologie évolutionniste. En écologie comportementale, l'expression « activité de déplacement », jugée trop dépendante de l'interprétation de l'observateur, n'est plus usitée³⁹⁶. En revanche, l'intérêt pour ce type de phénomènes, particulièrement dans le cadre

³⁹⁴ Tinbergen, N., 1952, aborde et le caractère inachevé de certaines activités de déplacement (pp. 20-22), et la question des contextes particuliers dans lesquels celles-ci sont effectuées (pp. 6-11).

³⁹⁵ Ibid., pp. 22-23.

³⁹⁶ Maynard Smith, J. et Harper, D., 2003, p. 71.

des travaux sur les processus d'évolution des signaux animaux, n'a cessé de se développer depuis les premières analyses des éthologues³⁹⁷.

Sur un autre plan, le second raffinement du schème causal est tout entier représenté par le cas d'étude mettant en scène la mouette rieuse. En fait, il consiste en la superposition d'une composante évolutive à l'approche éthologique classique, à savoir l'investigation des déterminants physiologiques (et ontogénétiques) d'une séquence d'actions considérée comme un comportement de l'organisme dans son environnement. Cet ajout, épistémologiquement très simple, consiste à surimposer au comportement entendu comme effet d'une séquence d'actions un autre effet : celui de présenter un avantage biologique. Il s'agit de la première étape d'une approche phénotypique adaptationniste. Ainsi, l'hypothèse que la séquence d'actions engendre un avantage biologique pour l'organisme (effet évolutionniste) permet de jeter une lumière nouvelle sur le comportement (effet fonctionnel) et sur ses déterminants (cause fonctionnelle). Dans le cas d'étude traitant de la mouette rieuse, c'est l'hypothèse que l'enlèvement des fragments de coquille représente un avantage biologique (constitue une adaptation) qui permet de comprendre la séquence comme intégrée en une action sur l'environnement. Cette hypothèse permet aussi d'envisager l'investigation des déterminants selon une perspective donnée. Par exemple, les objets ne sont pas enlevés par l'adulte afin de limiter le risque d'infection, de blessure pour les poussins ou d'encapsulation des œufs non éclos³⁹⁸.

Il n'apparaît guère surprenant que ce raffinement apporté à la compréhension causale de l'investigation du comportement animal se retrouve dans les deux cas d'étude

³⁹⁷ Le processus d'évolution des signaux est communément désigné par la notion de ritualisation (Johnstone, R. A., 1997, p. 155). Tinbergen, aborde la question de ces séquences d'actions particulières ayant évolué parce qu'elles initiaient une réponse chez d'autres individus. Il identifie trois éléments dont la modification participe à la ritualisation : 1° le support morphologique : l'évolution de certaines structures morphologiques accompagne celle du signal (le lustrage des plumes colorées du spéculum chez le canard colvert (*Anas platyrhynchos*)) ; 2° l'exagération ou la simplification du mouvement : la séquence d'actions impliquée dans la ritualisation n'est pas identique à la séquence effectuée dans le cadre d'une activité (le lustrage associé à un signal n'est pas le même que le lustrage effectif du plumage) ; et 3° l'émancipation neurophysiologique : la ritualisation implique que la séquence d'action participant à une activité et la séquence liée au signal puissent être exécutées indépendamment l'une de l'autre (Tinbergen, N., 1952, pp. 23-24).

³⁹⁸ Ces hypothèses alternatives sont formulées par Tinbergen lui-même (Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., *et al.*, 1962, p. 75).

associés à l'écologie comportementale. En traitant des hypothèses utilisées dans nos divers exemples, nous avons déjà mentionné l'importance de la sélection naturelle dans l'interprétation de ces modèles. Il semble que nous puissions maintenant identifier un élément épistémologique leur conférant une similarité supplémentaire. Les deux cas postulent, directement ou non, un avantage biologique au système de phénomènes étudié. Qu'il s'agisse de démontrer que chaque individu d'un groupe maximise son taux de gain (Parker), ou que le phénotype d'un hôte intermédiaire est modifié (Berdoy), c'est au moins un effet à caractère évolutif qui est au centre de l'investigation. Chez Parker l'hypothèse d'un avantage biologique n'est pas formulée à partir d'une séquence d'actions particulière de la mouche scatophage, mais plutôt en regard de la conséquence populationnelle qu'un tel avantage engendre : la distribution libre et idéale des mâles. D'ailleurs, les séquences individuelles particulières sont à peine envisagées comme des activités sur l'environnement, ou même en regard de leurs déterminants physiologiques. Ces deux perspectives n'interviennent dans l'investigation que pour expliciter les modalités de la distribution libre et idéale des mâles. Dans le travail de Berdoy, une quantité encore plus restreinte d'information est utilisée pour détailler les « séquences d'action » du parasite. Pourtant, dans les deux cas, l'investigation s'appuie sur l'observation (ou l'hypothèse dans le cas où des modélisations sont d'abord élaborées) de l'effet proximal d'une séquence d'actions (les mouches se répartissent dans l'espace, le parasite infecte un hôte intermédiaire) en conséquence de certains déterminants physiologiques plus ou moins bien élucidés, selon le cas. Même si elle n'est explicitée que partiellement, la perspective éthologique demeure. Cependant, c'est en postulant un effet ultime que le schème d'investigation se trouve complété et, surtout, qu'il inscrit le comportement dans un cadre évolutionniste. Nous reviendrons sur la particularité de cet effet « avantage biologique », notamment sur son rôle et ses instanciations dans l'investigation contemporaine. Pour l'heure, il convient de nous tourner en direction du troisième et dernier raffinement de ce que nous avons décrit comme l'approche éthologique.

A ce stade de notre analyse du schème causal introduit par Tinbergen, la dernière extension de l'approche éthologique qu'il nous faut introduire apparaît maintenant évidente. Bien qu'elle préserve le caractère évolutionniste de celle qui précède, c'est du

côté des causes engendrant la séquence d'actions animale qu'il nous faut la situer. C'est ainsi que se dévoile un pan important de l'éthologie classique, laissé en partie dans l'ombre jusqu'ici, mais qui peut contribuer à mettre en évidence une distinction majeure entre l'éthologie et son pendant contemporain. Bien que nous y ayons rapidement fait allusion dans une section précédente (4.4), l'un des moteurs principaux de l'éthologie consistait en cet intérêt pour la taxonomie des comportements. En fait, les éthologues classiques et leurs prédécesseurs (particulièrement Whitman, Heinroth et Lorenz³⁹⁹) se sont attachés à mettre en évidence la proximité phylogénétique de certaines séquences d'actions. L'hypothèse très simple était que l'observation de séquences d'actions similaires ou identiques chez des espèces proches atteste de leur participation à une histoire évolutive commune. Pour l'essentiel, c'est à un ancêtre commun que renvoient les similarités dans les séquences d'actions observées. De façon générale, dans toutes applications de l'approche comparative, c'est la suggestion qu'une cause, plus fondamentale que les causes physiologiques et développementales, a généré la séquence d'actions actuelle. Ici, il importe peu pour la validité de la démonstration que cette cause soit de nature phylogénétique ou qu'elle résulte d'une évolution convergente. Dans le premier cas, la cause évolutive de la séquence d'actions se présente comme l'itération de causes ontogénétiques proches, alors que dans le second, ces causes proximales peuvent s'avérer fort différentes.

L'approche comparative qualitative, et l'intérêt pour les causes évolutives des séquences d'actions animales, aura joué un rôle déterminant dans le développement de l'éthologie classique. Ainsi, bien avant que s'organise l'engouement pour les hypothèses adaptationnistes, la discipline sera principalement dirigée par l'investigation des causes évolutives à travers leur instanciation dans des caractères taxonomiques. A l'image des travaux portant sur le processus de ritualisation, les éthologues s'efforcent d'établir des portions de l'histoire évolutive de certaines séquences d'actions instinctives à l'aide de comparaisons. Bien qu'ils ne disposent pas des outils communément utilisés pour reconstruire l'évolution d'un trait morphologique –à savoir la paléontologie, l'embryologie, l'essentiel de la typologie, et la génétique–, les éthologues n'en parviennent pas moins à

³⁹⁹ Lorenz, K. Z., 1953, p. 61.

délimiter un élément propre à la comparaison du comportement animal : la coordination héréditaire (*fixed action pattern*)⁴⁰⁰. Dans la conception éthologique, cette unité présente deux caractéristiques fondamentales pour l'élaboration d'une histoire évolutive fondée sur la comparaison interspécifique. D'une part, elle est minimale en regard de la complexité des activités animales, ce qui rend possible la comparaison d'espèces éloignées d'un point de vue phylogénétique. D'autre part, elle est strictement héréditaire (comme l'attestent au préalable les expériences d'isolement⁴⁰¹), et constitue donc un témoignage de l'évolution indépendant des fluctuations environnementales.

L'impact de la comparaison interspécifique des coordinations héréditaires sur la biologie du comportement actuelle sera à la fois important et fort limité. Dans la mesure où elle est utilisée pour mettre en évidence l'évolution indépendante et convergente d'un trait soumis à une même pression de sélection, la méthode constitue un outil puissant pour l'investigation des fonctions adaptatives. En revanche, la comparaison d'unités comportementales demeure largement insuffisante pour l'élaboration de phylogénies. D'ailleurs, Tinbergen souligne qu'une phylogénie établie à partir d'éléments comportementaux ne peut être suffisamment certaine pour supplanter une phylogénie standard, reposant sur des critères morphologiques⁴⁰². Cet aveu de faillibilité admet une difficulté inhérente à l'objet même des comparaisons : les traits comportementaux s'avèrent plus labiles que les traits morphologiques, physiologiques ou d'histoire de vie. Ils sont donc moins appropriés que ces derniers pour élaborer une phylogénie⁴⁰³. Qui plus est, en regard des techniques biomoléculaires aujourd'hui exploitées dans la construction phylogénétique, l'usage des séquences d'actions à cet effet se trouve sans conteste dépassé⁴⁰⁴. Dans l'investigation contemporaine, c'est plutôt l'usage des phylogénies moléculaires qui permet

⁴⁰⁰ Tinbergen, N., 1974 [1951], pp. 184-195.

⁴⁰¹ Ibid., pp. 185-186.

⁴⁰² Ibid., p. 189.

⁴⁰³ Blomberg, S. P., Garland Jr, T. et Ives, A. R., 2003, p. 731. Plusieurs auteurs n'en soulignent pas moins l'utilité d'aspects du comportement animal pour étayer des hypothèses phylogénétiques. Voir, notamment, Wenzel, J. W., 1992, de Queiroz, A. et Wimberger, P. H., 1993, et Grandcolas, P., Deleporte, P., *et al.*, 2001.

⁴⁰⁴ La comparaison de séquences d'ADN, d'ARN ribosomal, d'ARN mitochondrial ou de protéine, notamment, permet d'établir des phylogénies sur une échelle très vaste, par exemple pour tout le règne animal (Field, K. G., Olsen, G. J., *et al.*, 1988), aussi bien qu'aux échelles plus restreintes du groupe ou de la famille.

d'étudier le comportement animal sur une base comparative⁴⁰⁵. Plus l'information phylogénétique disponible est détaillée, et plus les inférences réalisées dans le cadre de la méthode comparative sont fortes⁴⁰⁶.

Si le travail des éthologues sur l'histoire évolutive des comportements livre assez peu de résultats, c'est en raison des importantes limites conceptuelles et méthodologiques qui accompagnent la démarche éthologique classique. Ces limites présentent néanmoins un intérêt considérable pour notre analyse. Elles permettent de dégager le noyau épistémologique des investigations réalisées dans le cadre de l'éthologie classique. Une représentation alternative du tableau 2 éclaire ce point.

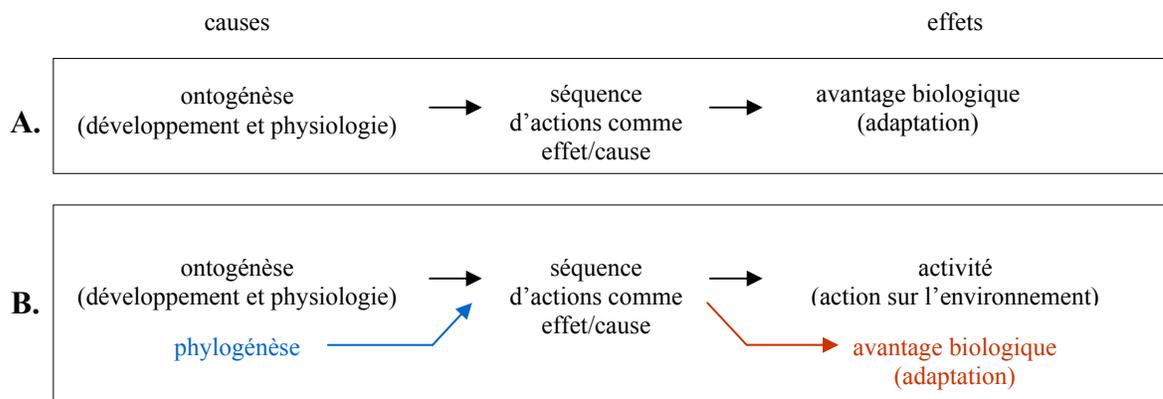


Figure 8 : A. Illustration de l'emphase de Tinbergen sur l'importance de l'investigation de certaines facettes du comportement. B. Extension des idées de Tinbergen. En noir : description de la méthode éthologique. En bleu : intégration des données taxonomiques (pour les éthologues) ou phylogénétiques (pour les écologues) dans l'étude d'une séquence. En rouge : introduction de l'approche adaptationniste. Le sens des flèches s'accorde avec le schéma causal de l'investigation du comportement, et non pas l'orientation effective des investigations particulières.

Alors qu'en **A.** est illustrée l'intuition programmatique de Tinbergen concernant l'investigation du comportement animal –l'investigation doit porter aussi bien sur les

⁴⁰⁵ Martins, E. P., 1996, traite spécifiquement de l'apport des constructions phylogénétiques pour l'étude comparative du comportement animal.

⁴⁰⁶ Nee, S., Read, A. F. et Harvey, P. H., 1996, p. 400.

mécanismes que sur les fonctions adaptatives—, la boîte **B.** schématise ce que nous avons désigné comme la méthode éthologique classique (en noir), ainsi que ces deux raffinements/extensions évolutionnistes (bleu et rouge). Sans l'adjonction d'une cause ou d'un effet complémentaire à la séquence d'action, il n'est pas même possible d'envisager ces dernières, et a fortiori les comportements, selon une perspective évolutionniste. La superposition d'une cause évolutive à la méthode éthologique (noir + bleu) servait de cadre épistémologique à la méthode comparative lorenzienne, aujourd'hui oubliées pour l'essentiel. En revanche, l'intégration d'un effet évolutif à cette démarche (noir + rouge) introduit l'approche phénotypique adaptationniste, historiquement constitutive pour l'écologie comportementale.

C'est d'ailleurs lorsqu'il insiste sur l'importance de la valeur de survie dans l'étude des actions animales que Tinbergen demeure le plus près des préoccupations actuelles de la discipline. Dans *On Aims and Methods of Ethology*, il souligne avec justesse, sans trop développer son propos, que la physiologie animale continue de puiser son « inspiration et sa guidance dans les connaissances et les intuitions concernant la valeur de survie »⁴⁰⁷. Ainsi, les travaux portant sur les déterminants physiologiques (ou ontogénétiques) des séquences d'actions d'un organisme sont inévitablement orientés par les hypothèses adaptationnistes qui leurs sont associées. Pour le dire autrement, le fait de supposer qu'un comportement participe à l'aptitude phénotypique de l'animal permet d'appréhender son exécution, autant que les facteurs déclencheurs de celle-ci, de manière plus complète. Comme l'anthropomorphisme imaginatif/heuristique, l'hypothèse d'un avantage biologique peut aiguiller l'investigation en direction de certains éléments physiologiques, ou de certains mécanismes proximaux, jusque-là négligés. L'exemple de Parker permet de donner encore plus de relief à ce point. Nous l'avons vu, dans ce cas d'étude, il demeure difficile d'associer la « maximisation du taux de gain » à des séquences de mouvements particulières des mâles, et dans une certaine mesure, à des activités détaillées des individus. De plus, l'énoncé « maximisation du taux de gain » apparaît à première vue comme étant un avantage biologique pour le moins hétéroclite, voire artificiel.

⁴⁰⁷ Tinbergen, N., 1963, p. 423.

Pour comprendre cette démarche d'investigation, et par le fait même saisir son utilisation de la méthode éthologique, il faut en restituer le raisonnement. Au départ, il y a le fait que les mouches mâles se répartissent d'une certaine façon. Cette distribution est postulée comme étant la conséquence d'un processus de sélection naturelle ayant eu cours sur le succès reproducteur des mâles. Ainsi, puisque les mâles ont été sélectionnés pour laisser une descendance de taille à peu près identique, il est possible de considérer, toutes choses étant égales, qu'ils possèdent une aptitude phénotypique elle aussi quasi identique. La véritable difficulté consiste alors à confirmer empiriquement ces hypothèses. Pour attester de l'aptitude phénotypique des mâles, une valeur approchée est nécessaire : Parker utilise le nombre d'œufs fécondés par mâle et par minute ou, plus simplement, le taux de gain. Or, pour mesurer ce taux de gains, il est indispensable de faire appel à l'approche éthologique pour, notamment, identifier les activités pertinentes parmi toutes les actions des mouches (les lieux de capture et l'activité de la femelle lorsqu'elle est capturée, notamment), ainsi que les déterminants physiologiques principaux de ces séquences (la ponte effectuée sur la bouse, l'importance de la direction du vent, etc.). Pour élaborer sa modélisation de la distribution libre et idéale, Parker ne peut pas faire l'économie de la biologie fonctionnelle ou mécanistique de l'espèce qu'il étudie. De facto, il utilise la méthode éthologique de l'étude du comportement.

Avec l'ajout de l'effet « avantage biologique » au schème causal standard de l'éthologie classique, il n'est pas étonnant que la notion de fonction ait pris une place importante dans la biologie du comportement. En effet, puisque certaines actions animales sont susceptibles d'effets positifs pour la survie et la reproduction de l'individu, il n'y a qu'un pas à franchir pour que l'investigateur associe des fonctions aux comportements animaux⁴⁰⁸. Puisque nous avons laissé en suspens la question des fonctions dans notre traitement du lien entre explication fonctionnelle et cohérence structurelle symbolique, il convient maintenant de nous y attarder plus longuement. Dans ce qui suit, et toujours dans l'objectif d'éclairer ce qui distingue l'éthologie classique et l'écologie comportemental, le

⁴⁰⁸ Cuthill, I. C., 2005, p. 399.

schème causal de l'investigation du comportement s'avère être une pierre d'achoppement importante.

D'abord, il semble que l'intérêt pour les *effets* d'un trait ou d'une séquence d'actions ait entretenu une certaine ambiguïté en regard de l'usage de la notion de fonction. L'origine de la difficulté réside dans l'amalgame, voire dans la confusion, des deux types d'effets pouvant être associés à une séquence : une activité et un avantage biologiques. Par exemple, la séquence d'actions de la mouette rieuse a comme effets 1° de retirer les fragments de coquille du nid, et 2° de contribuer à diminuer la mortalité des jeunes par la prédation. Deux fonctions, aux statuts fort différents, sont donc mises en évidence. Dans le premier cas, la fonction désigne le rôle biologique d'un trait phénotypique pour l'organisme, indépendamment de sa valeur pour la survie. C'est en identifiant ce type de fonction qu'il s'avère possible de désigner des catégories de comportement, tel que les soins aux petits, l'approvisionnement, la reproduction, etc. Dans le second cas, la fonction possède une composante évolutionniste. En tant qu'elle confère un avantage biologique à l'organisme qui en est détenteur (par rapport à celui qui ne la posséderait pas dans le même contexte), cette seconde fonction, lorsque validée empiriquement, est corrélée à l'aptitude phénotypique de l'organisme⁴⁰⁹. Dans la littérature scientifique, la notion de fonction comme avantage biologique est identique à celle de fonction adaptative, ou de fonction d'utilité actuelle (*current utility*). Les deux types de fonction ne sont pas équivalents car une même activité (enlever les fragments de coquille) peut très bien être présente chez deux espèces, mais ne constituer un avantage biologique que pour l'une d'elles. En d'autres mots, si des fonctions comme rôle peuvent possiblement être associées à toutes les séquences d'actions, cela ne signifie en rien –sauf à admettre le panglossianisme– que toutes les séquences sont corrélées à une fonction comme avantage biologique, ou que toutes ces séquences ont pu avoir été sélectionnées de façon indépendante⁴¹⁰. Ceci admis, se pose alors la question de savoir si toutes les fonctions du second type (avantage) sont nécessairement associées à une fonction du premier type (rôle biologique). Il va de soi que l'identification de l'avantage biologique d'un trait comme l'enlèvement des fragments de

⁴⁰⁹ Wouters, A. G., 2003, pp. 647-649.

⁴¹⁰ Resnik, D. B., 1989, pp. 182-183.

coquille s'accomplit à travers la compréhension de l'activité d'enlèvement et de ses mécanismes. Pour autant, il ne semble pas que la connaissance de la fonction proximale détermine complètement celle de la fonction comme avantage biologique⁴¹¹. Pour le dire autrement, la connaissance d'une fonction proximale n'est pas suffisante pour connaître la fonction ultime d'une séquence. Il lui manque le jeu des hypothèses contrefactuelles. De fait, dans certains travaux, l'étude d'un avantage biologique est conduite à partir d'une connaissance fragmentaire des activités associées à des séquences d'actions, voire des séquences d'actions elles-mêmes. Il suffit de songer à l'investigation de Parker. Comme il a été souligné, la maximisation du taux de gain individuel correspond à un avantage biologique, et cet avantage est étudié par l'intermédiaire d'un nombre restreint d'activités, de fonctions en tant que rôle biologique.

Même si elle paraît évidente à première vue, la distinction de types de fonction permet de dissiper une partie du malentendu concernant le caractère orienté, ou téléologique, d'un comportement. Le rôle biologique d'une séquence d'actions, sa fonction prochaine (ou proximale) pourrions-nous écrire pour plus de contraste, est d'abord et avant tout défini par son organisation, et les déterminations ontogénétiques (développementales et physiologiques) de cette dernière. Pour simplifier, l'enlèvement des fragments de coquille peut être décrit selon l'organisation interne de la mouette rieuse au temps t , sensible à certains stimuli pendant une période particulière. Dans les limites de cette compréhension mécaniste, il n'existe aucun motif d'évoquer, pour toutes les séquences de mouvements, une directionnalité autre que celle qui préside à l'actualisation de l'état de l'organisme, ou à la boucle de rétroaction intégrée au système biologique que constitue la séquence⁴¹². La perspective évolutionniste ouvre la voie à une téléologie qui, si elle ne peut être isolée que de façon artificielle, mérite néanmoins que nous nous y attardions. Dans le cas de la mouette rieuse, l'enlèvement des fragments devient une fonction anti-prédation, et apparaît ainsi orientée vers une fin –une séquence d'actions est effectuée pour éviter un événement

⁴¹¹ Défendant la distinction de deux types de fonction selon une conception similaire à la nôtre, Horan, B. L., 1989, soutient la dépendance de toute compréhension objective de la fonction ultime d'une séquence de l'investigation à la fonction proximale qui la rend possible. Leplin, J., 1989, pp. 169-171, montre le caractère erroné de cette approche.

⁴¹² Duchesneau, F., 1978, p. 149.

futur–, parce que le comportement a été au moins partiellement sélectionné au fil des générations. Cette sélection, positive et antérieure, se trouve de fait intégrée dans les déterminations ontogénétiques de la séquence d’action considérée. La directionnalité n’est plus de nature structurelle, mais plutôt l’effet du parcours historique de la séquence d’actions et de la fonction adaptative lui étant associée. Comme le souligne François Duchesneau, reprenant la conception de Michael Ruse, « la structure explicative téléologique vise à expliquer les choses en termes de leurs effets ; le biologiste évolutionniste adopte cette procédure, non par conviction au sujet des causes finales, mais parce que le processus de sélection, vu sa structure répétitive, crée des conditions équivalentes à une organisation qu’un dessein orienterait. »⁴¹³ Les défenseurs de la conception étiologique de la notion de fonction reprennent l’évocation des épisodes antérieurs de sélection, et lui ajoute un caractère normatif pour l’explication. Ainsi, pour toute riche qu’elle soit, l’idée que la fonction actuelle d’un trait est un effet sélectionné, c’est-à-dire que la fonction a été efficace causalement pour l’évolution et la maintenance du trait possédant la dite fonction⁴¹⁴, demeure trop simplificatrice. Si nous exprimons cette thèse à travers notre exemple, cela revient à dire que la fonction anti-prédation du comportement d’enlèvement est un effet sélectionné parce que la fonction anti-prédation a été efficace pour que le comportement d’enlèvement se maintienne. Le raisonnement est sensé... si nous acceptons de faire abstraction de causes autres que la fonction elle-même dans l’histoire évolutive du trait.

Le fait d’observer que le comportement d’enlèvement des fragments de coquilles accomplit une fonction anti-prédation –qu’il présente actuellement un avantage biologique pour les individus l’arborant par rapport à ceux qui ne le possèderaient pas dans un contexte identique–, ne permet pas, comme fait indépendant, de connaître son histoire évolutive. En d’autres termes, un trait adaptatif (un trait présentant un avantage) ne peut pas être immédiatement assimilé à une adaptation (un trait ayant évolué parce qu’il présente cet

⁴¹³ Ibid., p. 146. Voir aussi, Ruse, M., 1973.

⁴¹⁴ Wouters, A. G., 2003, pp. 651-652, pour une revue critique ; Allen, C. et Bekoff, M., 1995, p. 612, pour un exposé plus conciliant.

avantage)⁴¹⁵. D'une part, le caractère nécessaire de la sélection naturelle pour l'organisation actuelle des êtres vivants n'apporte en elle-même aucune clef pour spécifier les éléments de ce processus historique. La sélection a certainement opéré sur l'évolution de l'avantage biologique, mais il est impossible de préciser comment elle a opéré en étudiant l'avantage biologique chez le seul organisme où il est observé. D'autre part, la complexité de l'organisation du vivant semble proscrire l'association a priori d'un effet particulier actuel (la fonction comme avantage biologique) à une cause singulière et au cours historique. Il s'agit là d'une question empirique, et celle-ci ne peut être que partiellement résolue par une règle générale se prononçant sur la spécificité de chaque association entre l'histoire d'un trait et une fonction. Même si un processus adaptatif requiert une certaine identité historique du trait impliqué –le trait demeure le même en dépit de sa modification progressive–, il reste difficile d'établir de façon précise à quel moment et selon quels mécanismes le processus s'est enclenché. Ainsi, qu'il soit entendu comme structurel (un mécanisme de rétroaction), historique (un effet de la sélection naturelle) ou historico-structurel (un effet conjoint de la sélection, de la nature moléculaire de l'hérédité et de contraintes structurelles), le caractère téléologique d'une fonction adaptative associée à une séquence d'actions est indéniable. Plutôt que de le définir en regard de l'instanciation d'un effet historique, il semble avisé de l'entendre plus généralement : c'est une particularité inhérente à notre attribution de fonctions à certains systèmes de phénomènes⁴¹⁶.

Quoi qu'il en soit, le schème causal de l'investigation du comportement animal permet d'attribuer aux séquences de mouvements deux types distincts de fonction. Toujours dans le but de contraster nos deux disciplines d'intérêt, il importe maintenant de nous

⁴¹⁵ Ou encore, « [l']adaptativité d'un trait n'est pas suffisante pour que le trait soit une adaptation, parce que le trait [...] peut ne pas avoir la bonne sorte d'histoire. » Traduction de Lewens, T., 2007, p. 3.

⁴¹⁶ Dans le même sens, François Duchesneau écrit : « la formule téléologique positive représente l'effort de l'entendement pour se donner la raison suffisante globale du processus en termes de dispositifs ordonnés. » (Duchesneau, F., 1978, p. 139). Comme nous le mentionnons dans le corps du texte, cet ordre du dispositif peut être apprécié de différentes façons : structurelle (Rosenblueth, A., Wiener, N. et Bigelow, J., 1943, pp. 23-24, Cummins, R., 1975), historiques (Millikan, R. G., 1989, Neander, K., 1991) ou historico-structurel (peut être inféré de Gould, S. J. et Lewontin, R. C., 1979). Pour sa part, Lewens, T., 2000, invite à considérer la téléologie, et la place qu'elle occupe dans l'investigation, par l'intermédiaire du modèle de l'artefact (*artefact model*). Selon cet auteur, le rôle de la téléologie peut être éclairé en comprenant pourquoi, et dans quelle mesure, il peut être utile d'étudier un organisme de la même façon que nous étudierions un artefact. Pour des analyses classiques du recours à la téléologie dans la description et l'investigation de phénomènes biologiques, voir Rosenberg, A., 1985, p. 43, et Ruse, M., 1988, p. 48.

intéresser à l'usage que chacune d'elle fait de ces types de fonction. Comme en témoigne Tinbergen, les éthologues classiques ont été confrontés à un faisceau de difficultés concernant la possibilité d'étudier les fonctions comme avantages biologiques⁴¹⁷. Bien qu'elle ait aussi porté sur le caractère spéculatif de l'étude des valeurs de survie, cette « critique » diffère néanmoins de celle, spécifiquement anti-adaptationniste, de Gould et de Lewontin. Pour ces deux scientifiques, il s'agit d'attirer l'attention sur deux éléments problématiques dans la biologie évolutionniste leur étant contemporaine. D'abord, selon eux, le fait de négliger l'organicité du vivant, et de le considérer comme un assemblage de traits, biaise et obscurcit la compréhension des phénomènes particuliers de l'évolution⁴¹⁸. Ensuite, ils invitent à ce que le recours à la sélection naturelle soit pondéré par rapport à l'évocation de certains autres facteurs évolutifs déterminants (essentiellement la dérive génétique et les contraintes structurelles de tous niveaux) dans l'investigation⁴¹⁹. Ainsi, selon Gould et Lewontin, le caractère adaptatif d'un phénomène peut être étudié, mais sans supposer a priori son indépendance et son adaptivité, et sans considérer que l'identification d'une fonction « avantage biologique » actuelle confirme l'histoire de sélection. En d'autres mots, ce n'est pas parce qu'un trait confère un avantage à l'individu, en termes de survie et/ou de reproduction, qu'il constitue une adaptation.

A proprement parler, les obstacles au développement de l'étude des avantages biologiques ne peuvent être assimilés à une critique articulée. Deux grandes lignes, explicitement identifiées par Tinbergen⁴²⁰, se dégagent néanmoins. D'abord, les éthologues sont confrontés à ce que nous pourrions amalgamer sous l'expression de « tradition en zoologie ». C'est le poids de cette tradition qui qualifie toute interprétation des instincts animaux de spéculative. Ainsi, afin de légitimer l'investigation objective des valeurs de survie, les premiers éthologues doivent impérativement démarquer leur approche scientifique de celle des naturalistes darwiniens du 19^e siècle. Tout, de la diversité des organismes considérés jusqu'au caractère naturel du théâtre des observations, rapproche la

⁴¹⁷ Tinbergen, N., 1963, p. 417.

⁴¹⁸ Gould, S. J. et Lewontin, R. C., 1979, pp. 585-586.

⁴¹⁹ Ibid., pp. 589-597. Pour un exposé synthétique de la critique, ainsi qu'une évaluation de la place qu'occupent la sélection et les contraintes (génétiques et épigénétiques) dans l'investigation contemporaine, voir Pigliucci, M. et Kaplan, J., 2000.

⁴²⁰ Tinbergen, N., 1963, p. 417-419.

pratique des deux communautés d'investigateurs, exception faite du caractère anecdotique de l'interprétation des résultats. A la manière du tournant expérimental qui s'est opéré en psychologie, l'éthologie doit se distinguer d'une pratique naturaliste comme celle de Romanes, largement critiquée⁴²¹, et développer un cadre objectif pour comprendre le comportement des organismes. Au début du 20^e, la base la plus certaine pour un tel développement semble être la comparaison. C'est en effet cette démarche qui permet l'élaboration de systématiques des espèces, à l'aide de l'anatomie comparée, seule véritable méthode à cette époque pour appréhender l'évolution darwinienne des formes. Le tour de force de Lorenz (à la suite de Whitman et Heinroth, répétons-le) fut précisément d'assimiler les séquences d'actions animales à des caractéristiques formelles des organismes, et ainsi d'accoler l'étude des instincts aux monuments qu'étaient l'anatomie et la morphologie comparées⁴²². Appréhendées de la sorte, les séquences d'actions servent d'éléments supplémentaires à la construction taxonomique. Par ailleurs, au même titre que les autres caractéristiques formelles des organismes, les séquences d'actions, toutes compatibles avec la génétique de l'époque, peuvent aussi être réduites à celle-ci⁴²³. Ainsi, à se conformer à la tradition comparatiste, la démarche éthologique ne peut trop s'écarter d'une conception mécaniste du comportement. Ce qui est comparé, ce ne sont pas les éventuelles fonctions adaptatives auxquelles participe le comportement animal, mais une certaine série des mouvements observés, série conçue comme participant à l'ordre organique évolué. La longue tradition des systématiciens freine littéralement l'exploration de toutes les conséquences de la théorie de Darwin : l'importance que cette tradition accorde aux formes, à leur description, à leur comparaison et, surtout, à leur organisation en systèmes, interdit tout développement concernant les avantages biologiques pouvant être associés aux traits morphologiques et comportementaux⁴²⁴. En d'autres mots, et pour paraphraser Samuel O. Mast, la connaissance scientifique du comportement animal concerne l'ordre des phénomènes, et non pas les causes fondamentales de cet ordre⁴²⁵. C'est l'ordre, cette

⁴²¹ Warden, C. J., 1928, pp. 490-492.

⁴²² Lorenz, K. Z., 1937b, p. 254.

⁴²³ Mast, S. O., 1918, p. 583. Voir aussi Goldschmidt, R., 1933.

⁴²⁴ Ashworth, J. H., 1923, p. 231.

⁴²⁵ Il écrit : « Fundamentally all scientific knowledge is the same. It concerns the order of phenomena not the cause of the order. » (Mast, S. O., 1918, p. 584).

caractéristique inhérente aux diverses formes organiques –et parfaitement compatible avec le déterminisme de la génétique naissante–, qui permet de saisir les transformations évolutives au long cours. Mais cette inertie est déjà fortement ébranlée au début du 20^e, moment où s’organise ce qui deviendra l’éthologie classique en 1936. En effet, bien que la zoologie « traditionnelle » défende l’étude des formes, la génétique, au contraire, invite le scientifique à s’intéresser aux variations phénotypiques. C’est en considérant ces variations, qu’il devient pertinent pour le scientifique de se pencher sur leur caractère adaptatif. Ainsi, parallèlement à l’étude des processus qui engendrent les variations se développe l’intérêt pour les processus auxquels ces variations participent⁴²⁶. Du recensement et de la collection des faits à l’expérimentation, qui met nécessairement en évidence des processus biologiques, des causes opérant sur ou dans les organismes⁴²⁷, c’est dans cette inflexion de la biologie qu’il faut d’abord comprendre l’apparition et le développement de l’éthologie classique.

Ensuite, le second obstacle ayant retardé l’investigation des fonctions comme avantages biologiques associées aux comportements est tout simplement d’ordre pratique, méthodologique. En effet, pour que les premiers éthologues en viennent à étudier les fonctions adaptatives, il ne suffit pas de poursuivre la démarche naturaliste en palliant au caractère anecdotique de l’interprétation des actions animales, ou d’élaborer des descriptions minutieuses de ces actions et des contextes de leur exécution. La capacité d’étudier une fonction adaptative repose avant tout sur la possibilité d’identifier une différence de valeur de survie. Or, le fait d’associer des valeurs de survie distinctes à des variantes d’un trait, comme les premiers biométriciens se sont efforcés de le faire pour les caractéristiques morphologiques⁴²⁸, n’est pas la démarche appropriée. D’abord, la corrélation des deux termes n’est pas suffisante pour démontrer l’implication du trait dans

⁴²⁶ Voir, par exemple, Osborn, h. F., 1895.

⁴²⁷ Charles Benedict Davenport (1866-1944) et Thomas Hunt Morgan (1866-1945), dans des articles ouvertement programmatiques, illustrent de façon éloquente ce tournant nécessaire et anticipé (Davenport, C. B., 1901, et Morgan, T. H., 1910).

⁴²⁸ Francis Galton (1822-1911) évoque cette possibilité dans l’introduction qu’il rédige pour la parution du premier numéro de *Biometrika* (Galton, F., 1901, p. 9-10).

la survie de l'organisme⁴²⁹. Tous les traits corrélés à la survie n'ont pas nécessairement un impact sur celle-ci. Aussi, pour qu'il soit possible d'attester de l'avantage biologique que confère une variation par rapport à une autre, il importe, d'une part, que les variations ne soient pas que l'expression de la plasticité environnementale de l'organisme –c'est-à-dire qu'elles soient en partie héritables– et, d'autre part, que ces variations soient associées à l'aptitude phénotypique. Il importe de comprendre le rôle du trait pour la survie et la reproduction de l'organisme avant de pouvoir statuer sur la pertinence évolutive de la corrélation. C'est l'usage de comparaisons interspécifiques ou d'hypothèses contrefactuelles qui permet d'investiguer et d'établir en quoi le trait corrélé à la valeur de survie participe effectivement à l'aptitude phénotypique.

Bien qu'elle n'ait pas inauguré l'approche phénotypique adaptationniste, la biométrie n'en est pas moins l'une des étapes essentielles. Non seulement la démarche introduit la question de la discrétisation des variantes de phénomènes biologiques mais, encore, elle défend, contre la tradition zoologique, l'importance de la quantification⁴³⁰. L'étude du comportement animal bénéficiera considérablement de l'enthousiasme pour la biométrie et les statistiques en général. Pour autant, et comme l'atteste Tinbergen dans *On Aims and Methods*, les éthologues se cantonneront essentiellement à l'étude des variations dans l'exécution d'une séquence de mouvements, sans trop se préoccuper des différences de valeurs de survie associées à celles-ci, et encore moins de l'aptitude phénotypique pouvant être attribuée au trait lui-même. C'est ainsi qu'il semble approprié de conclure que l'étude du comportement animal à l'époque des éthologues classiques n'était pas encore assez mûre pour que l'investigation des fonctions comme avantages biologiques s'impose sur la conception fonctionnelle/mécaniste. Bien que l'éthologie classique ait certainement participé à ce développement –le travail de Tinbergen le démontre largement–, c'est dans ce que nous avons qualifié de période de transition que la conception évolutionniste de la notion de fonction devient centrale. Cette constatation en invite une autre, plus fondamentale pour notre distinction de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale : en regard du schème causal de l'investigation que nous avons évoqué

⁴²⁹ Johnson, R. H., 1912, p. 758.

⁴³⁰ Pour un exemple très explicite, voir Pearson, K., 1903.

plus haut, et en dépit de certains travaux pionniers, l'éthologie classique est une discipline qui a principalement traité des fonctions du comportement comme activités de l'animal. En revanche, et modulo la critique anti-adaptationniste, l'écologie comportementale porte sur les deux types de fonction à travers son investigation du comportement animal. Une fois de plus, l'approche contemporaine apparaît circonscrire un plus grand champ épistémique que sa contrepartie éthologique. En fait, la possibilité de concevoir le comportement, ou la séquence d'actions, à la fois comme une activité et comme un avantage biologique permet de déployer deux heuristiques complémentaires pour l'investigation. D'une part, la notion de fonction comme activité permet d'opérer un découpage dans la continuité comportementale de l'organisme. En regard d'une activité particulière, les séquences d'actions peuvent être subdivisées, ou même amalgamées, afin de constituer une unité dont il s'agit ensuite de considérer les déterminants ontogénétiques et les effets environnementaux, ou tout simplement de comparer avec d'autres unités similaires de la même espèce, ou d'espèces plus ou moins proches phylogénétiquement. D'autre part, la notion de fonction comme avantage biologique jette une lumière supplémentaire sur les activités elles-mêmes, qu'il s'agisse de leurs mécanismes ou de leurs histoires évolutives. C'est parce que ce deuxième sens de la notion de fonction renvoie à la fois aux registres proximaux et ultimes que l'écologie comportementale s'avère plus apte que l'éthologie à rendre compte des multiples faces du comportement animal.

6.5 L'individuation dans l'étude du comportement animal

A la suite de ces considérations au sujet du schème causal de l'investigation et de la notion de fonction dans l'étude du comportement animal, un sujet important reste encore à traiter. Il s'agit de la possibilité même de partitionner le système de phénomènes naturels en unités pouvant donner prise à l'investigation et à la connaissance. A la manière de tous les champs scientifiques, l'étude du comportement animal nécessite d'avoir recours à certaines formes de découpage de la réalité. Ces formes de découpage, ou d'individuation, ont autant à voir avec la nature même des phénomènes tels qu'ils sont immédiatement appréhendés, qu'avec les modes techniques que nous déployons pour pouvoir accéder à ceux-ci, ou encore qu'avec notre façon de les connaître, d'élaborer la connaissance autour

de ces condensés de réalité. Dans la section qui précède, certaines pistes d'individuation du phénomène « comportement animal » ont immanquablement fait jour. Ainsi, l'orientation causale instruisant la démarche du scientifique, les fonctions identifiées ou postulées comme hypothèses, et les séquences d'actions des organismes représentent autant de manières distinctes de déconstruire le réel afin de plus facilement cheminer dans sa compréhension. Nous avons déjà apprécié que l'usage de l'ensemble du schème causal par l'écologie comportementale ouvre sur un plus grand nombre de pistes d'investigation que l'éthologie, en plus de conférer la possibilité, dans certains cas, d'associer deux types de fonction au même groupe d'actions animales. A notre sens, cette constatation ne circonscrit pas tout ce qui distingue l'éthologie classique et l'écologie comportementale dans leur opération d'individuation du comportement animal, loin de là. Il importe donc de nous intéresser de manière plus frontale à cette problématique. Si nous considérons qu'éthologues et écologues progressent dans leur connaissance du comportement animal en utilisant 1° les découpages que présente spontanément la nature à leurs perceptions –sans négliger le fait que cette spontanéité demeure en partie déterminée par des siècles de métaphysique–, 2° les divisions épistémiques inhérentes à leur connaissance de l'objet et 3° les fractures qu'installent les différentes méthodes permettant d'approfondir l'investigation, trois plans permettent de progresser dans notre analyse. Simplement dans le but de les nommer, et sans prétendre qu'ils soient disjoints et effectivement indépendants, nous considérerons les plans ontologique, méthodologique et épistémique. Cette tripartition se veut heuristique, et ne constitue en rien une mesure de la réalité des phénomènes étudiés par l'une ou l'autre des deux disciplines.

Sur un plan ontologique, les unités individuées pour l'étude du comportement animal présentent plusieurs similitudes dans les deux disciplines. D'abord et avant tout, le comportement est une caractéristique essentielle de l'espèce chez laquelle il s'exprime. Au même titre que les autres traits phénotypiques, le comportement est envisagé comme étant le résultat d'un ensemble de déterminations spécifiques de diverses natures (génétiques, physiologiques, sociales, environnementales ou autres), et intervenant dans des proportions variées chez les différents organismes vivants. Bien qu'ils accordent une place centrale au rôle de l'évolution dans la constitution du comportement, particulièrement en regard de

l'histoire évolutive de l'espèce, éthologues et écologues ont une conception différente de la contribution de ces différents types de déterminations. Nous reviendrons sur ce point dans un instant. Quels que soient les éléments qui participent à l'ontogénèse d'un comportement particulier, ou à chacune des instances particulières de son effectuation, les deux groupes de scientifiques considèrent le comportement animal comme une propriété de l'espèce à travers laquelle il s'exprime.

Le fait de considérer que cette expression possède une inscription historique et que, par l'historicité même de cette inscription, elle demeure plastique et susceptible aux changements évolutifs, ne mine en rien cet essentialisme. Quelles qu'aient été les formes d'expression du comportement d'une espèce au cours de son histoire évolutive, éthologues et écologues considèrent que ces formes, effectives ou seulement potentielles, appartiennent au type de l'espèce. D'aucune manière le comportement ne pourrait être exprimé si l'espèce n'est pas ce qu'elle est au moment où nous l'observons⁴³¹. Pour les deux groupes de scientifiques, le caractère immanent du comportement d'une espèce ne pose aucune difficulté. En tant que l'essence intrinsèque d'une espèce est un produit de l'évolution, le comportement lui étant associé demeure un attribut matériel pouvant être pleinement investigué. Pour les éthologues, cette essence s'exprime de façon forte dans l'innéité des séquences d'actions et de plusieurs aspects du comportement. Chez les écologues, comme pour une majorité des protagonistes du domaine après la critique de Lehrman, cette conception étroite de l'ontogénèse du comportement n'est plus défendue dans sa forme explicite. Néanmoins, dans la mesure où l'ensemble des caractéristiques phénotypiques (incluant le comportement) d'un organisme s'avère toujours partiellement déterminé par des éléments génétiques, et dans la mesure où les individus d'un même type partagent la majorité de ces éléments, il apparaît clairement que l'écologie comportementale continue d'utiliser une conception essentialiste de la notion d'espèce⁴³². Ainsi, il est possible

⁴³¹ Pour une analyse et une défense pertinente de cet essentialisme biologique intrinsèque, c'est-à-dire un essentialisme qui n'est pas inféré de relations avec des éléments extrinsèques (tel que l'environnement), voir l'article de Devitt, M., 2008.

⁴³² Comme le souligne Devitt il n'y a aucun motif d'exiger que les essences biologiques intrinsèques soient considérées comme rigides et immuables (ce qui les disqualifierait en regard de la biologie évolutive). Au contraire, l'essence d'une espèce peut être caractérisée par ces éléments (génétiques) que partagent tous les

d'investiguer le comportement de manipulation parasitaire de *Toxoplasma gondii* parce que *Toxoplasma gondii* renvoie à un type, une espèce, possédant une structure organique et une histoire évolutive à la fois unique et en partie déterminée.

Pour les deux groupes de biologistes, le comportement est donc une caractéristique physique intrinsèque des organismes animés. Certes, les éthologues classiques adoptent un certain degré de mentalisme en regard du déclenchement et de l'ordre d'exécution des séquences d'actions (la conséquence de la libération d'une énergie spécifique et l'organisation hiérarchique), mais celui-ci demeure épistémologique pour l'essentiel⁴³³. Les éthologues endossent ce type de constructions, tout en leur postulant un fondement strictement neurologique, parce qu'il présente une valeur heuristique indéniable. Afin de développer l'étude de cette caractéristique physique particulière qu'est le comportement, toutes les variétés, toutes les espèces animales s'avèrent appropriées. Cependant, puisque les taxa distants diffèrent sous le rapport de la forme et de l'organisation de cette forme, il apparaît évident que les comportements ne sont distribués ni de façon uniforme ni de façon stochastique dans le règne animal. En fait, la distribution des comportements à travers l'arbre phylogénétique obéit rigoureusement à l'histoire évolutive des organismes vivants. C'est l'examen de ces histoires évolutives qui permet éventuellement de mettre en évidence, d'une part, la présence d'un comportement particulier chez un groupe d'espèces partageant une descendance commune et, d'autre part, d'évaluer le caractère adaptatif d'un trait ayant été maintenu dans des conditions environnementales similaires. Bien que la décision d'étudier une espèce ou un groupe d'espèces influence le type de phénomènes observés par l'investigateur, elle ne modifie en

individus de ce type. Cela permet ainsi de rendre compte de caractéristiques dites spécifiques (le comportement par exemple), aussi bien que des variations et des aberrations observées chez l'organisme individuel (2008, pp. 370-376).

⁴³³ Le mentalisme et le behaviorisme peuvent être appréhendés comme les deux perspectives extrêmes utilisées pour l'étude des causes proches de l'effectuation d'un comportement animal. D'un côté, l'explication du comportement est formulée en termes de processus mentaux internes qui l'engendrent, alors que, dans l'autre, elle découle de la compréhension des variables environnementales qui le contrôlent (Preston, B., 1994, p. 169). Ces positions peuvent être conçues comme les deux bornes extrêmes d'un continuum de perspectives d'investigation du comportement car elles considèrent le comportement en fonction : 1° de la rupture entre un intérieur (un sujet, un appareil cognitif, voir un esprit) et un extérieur (le monde) (pp. 174-178), et 2° de l'existence d'un pôle d'où origine l'exécution d'une instance du comportement, que celui-ci soit interne ou externe (pp. 178-182). C'est en regard de ce continuum particulier qu'il est possible de considérer un degré de mentalisme.

rien l'unité ontologique forte qu'exprime la spécificité du comportement. Le comportement de l'espèce, de la même manière que l'unité plus générale qu'est le phénotype, s'inscrit comme élément discret d'une collection unique et historiquement contingente. En d'autres mots, s'il était possible de dresser une liste de toutes les espèces animales actuelles (ou même passées et futures), chacune des entrées posséderait son propre comportement animal. Il importe donc de distinguer entre le comportement de l'espèce et l'ensemble des éléments comportementaux particuliers, plus ou moins nombreux, qui confèrent à ce comportement son caractère spécifique unique. Quelle que soit la manière avec laquelle ils sont individués –ce qui déplace la discussion en dehors du plan ontologique–, ce sont ces éléments particuliers qui donnent prise à la classification et à l'approche comparative.

En développant la méthode de comparaison des séquences d'actions instinctives, tout comme en s'intéressant à leurs fonctions comme activité, les éthologues classiques se sont en quelque sorte constitués prisonniers d'une ontologie spécifique de l'action animale, négligeant l'analyse infra-spécifique du comportement. Le choix de cette approche –renforcé par le refus catégorique de considérer les phénomènes d'apprentissage, trop variables et contingents, étudiés par les psychologues⁴³⁴– positionne l'espèce au centre de l'ontologie de la discipline. Bien sûr, Lorenz, les autres éthologues et même certains naturalistes avant eux avaient noté que les individus d'une espèce diffèrent entre eux dans leurs réactions instinctives⁴³⁵. Cependant, ces variations, considérées comme similaires à celles qui peuvent être observées pour les traits morphologiques de deux individus de même espèce, n'ont pas immédiatement suscité l'intérêt⁴³⁶. Pour les éthologues, comme

⁴³⁴ Cette hypothèse est suggérée dans Burkhardt, R. W., 1983, pp. 438-439.

⁴³⁵ Fabre, entre autres, a laissé une certaine mesure à la variabilité du comportement dans sa théorie de l'instinct, phénomène par ailleurs immuable. A propos d'une espèce d'hyménoptère nourrissant sa progéniture, il écrit : « Le Pélopée approvisionne ses larves d'Araignées. Voilà l'instinct. Le climat, le degré de longitude et de latitude, le flux du temps, l'abondance ou la rareté du gibier n'introduisent aucune modification dans ce régime, bien que la larve se montre satisfaite d'autres menus artificiellement servis. Les ancêtres ont été élevés avec des aranéides ; leurs successeurs ont consommé semblable mets, et la descendance à venir n'en connaîtra pas d'autre. [...] Mais si manque l'Epeire, la proie favorite, ne pourra-t-il plus approvisionner ? Il garnira ses magasins tout de même, parce que toute aranéide lui est bonne. Voilà le discernement, dont l'élasticité supplée, dans certaines circonstances, à ce que l'instinct a de trop inflexible. » (Fabre, J.-H., 1891, p. 68).

⁴³⁶ Dans un contexte différent du nôtre, un rejet de la thèse de la modification graduelle du cadre comportemental instinctif par l'expérience et l'apprentissage, Lorenz écrit : « There has been no cause for regret that the mutability of instinctive patterns through experience was flatly discounted and that the instinct

pour les taxonomistes et les biométriciens d'ailleurs, les écarts individuels observés pour un comportement sont répartis autour d'une moyenne spécifique⁴³⁷. Cependant, en tant qu'outil permettant de sonder l'histoire évolutive de certains éléments comportementaux, la méthode comparative ne justifie que partiellement l'emphase placée sur le caractère spécifique des comportements. En effet, en considérant que les comportements persistent dans des lignées évolutives, et donc qu'ils participent à l'évolution, il est indiscutable pour les éthologues que ces traits de l'espèce sont/ont été soumis au processus de la sélection naturelle. Or, ce processus s'effectuant sur la base de variations individuelles, il aurait été logique que l'éthologie se penche éventuellement sur ces variations, sur leur présence au niveau de la population. Pourtant, cela n'a pas été le cas. Il semble que la conception floue de la sélection naturelle qu'endossaient les éthologues ait rendu problématique l'appréciation des variations individuelles. En effet, puisqu'ils concevaient la sélection comme un processus s'exerçant essentiellement de l'extérieur, sur tous les membres de l'espèce, les variations ne pouvaient être pertinentes que dans la mesure où elles participent à l'évolution de l'espèce entière. Les éthologues n'ont tout simplement pas apprécié le fait que la sélection consiste en la reproduction différentielle des individus, et non pas en la survie de l'espèce. C'est pour cette raison que le comportement ne sera jamais apprécié sur une base infra-spécifique (au niveau de l'individu, du groupe, de la famille, de la colonie ou de la population) dans la pratique classique de l'éthologie.

En tant que l'éthologie apprécie les variations du comportement en termes de degrés, et non pas comme de possibles alternatives, le comportement particulier conserve son unité ontologique au niveau de l'espèce. Contrairement aux psychologues, les éthologues classiques n'ont pas su apprécier un niveau d'individuation plus fin des comportements animaux. Pour que ce thème de recherche se développe, et pour qu'il soit

was treated *as an organ*, whose individual range of variation can be neglected in the general biological description of a species. » (Emphase originale. Lorenz, K. Z., 1970 [1935], pp. 116 et 248).

Tinbergen et Hinde vont dans le même sens, ils écrivent : « The student of evolution must therefore always ensure that the differences he is investigating are in fact indicative of genetic diversity and not merely of dissimilar environments. Special care is needed in behaviour studies because of the plasticity introduced by learning processes. » (Hinde, R. A. et Tinbergen, N., 1965, p. 60).

⁴³⁷ Mayr, E., 1940 (pp. 257-259) considère cette approche des taxonomistes comme hautement problématique. Johnson, R. H., 1912, illustre de façon exemplaire la méthode d'analyse d'une approche biométrique de l'évolution par la sélection naturelle.

spécifiquement dirigé vers l'étude des comportements animaux naturels, il faut attendre les années 1970. Plus précisément, trois perspectives différentes contribueront à ce que l'individualité des organismes occupe une plus grande place dans l'investigation en écologie comportementale. Pour comprendre l'étendue de cet échec des éthologues à reconnaître des comportements infra-spécifiques, perspective fondamentale pour l'écologie comportementale, il importe maintenant d'appréhender l'individuation sur des plans épistémique et méthodologique.

D'abord, et dans la tradition de la biométrie, c'est la quantification de certains comportements qui permet d'apprécier les particularités individuelles en psychologie expérimentale. En effet, en parallèle à la mesure de certaines réponses expérimentales spécifiques se met en place l'investigation des écarts, ou des déviations, par rapport à la réponse moyenne attendue. Par exemple, il s'agit pour l'expérimentateur de mesurer les différences individuelles dans le temps d'apprentissage d'un parcours par la souris, pour ensuite apprécier la similarité des performances chez des individus d'une même portée⁴³⁸. Dans ce type d'approche, l'objectif explicite est d'observer comment et dans quelle mesure certaines variables comportementales (ou comportementales et physiologiques) sont groupées au sein d'organismes individuels, ouvrant ainsi la possibilité d'inférer des informations supplémentaires sur l'espèce étudiée et sur la transmission génétique des caractères. C'est dans ce contexte, dès le début du 20^e siècle, que sont élaborés les outils mathématiques permettant de mesurer le degré de corrélation entre des variables⁴³⁹. D'une manière plus générale, l'observation de certains écarts, d'une hétérogénéité au sein du groupe d'organismes observé, impose que soient définies des catégories plus fines pour l'appréciation du comportement. La psychologie expérimentale de cette période, en s'appropriant les travaux réalisés sur l'hérédité, a mis en évidence le fait que la variabilité individuelle du comportement ne peut être que strictement aléatoire.

⁴³⁸ Pour un exemple classique de ce type de travaux, voir Bagg, H. J., 1916.

⁴³⁹ Pour une revue des approches corrélationnelles utilisées, et des possibilités qu'elles ouvrent pour la démarche d'investigation éthologique, voir Molen, P. P., 1979.

Ensuite, la perspective écologique a aussi contribué de façon déterminante à ce que l'intérêt pour des unités infra-spécifiques du comportement animal se développe. Également influencée par la biométrie, notamment en regard du traitement statistique des données, cette perspective se distingue toutefois de la précédente par son caractère plus global et analytique⁴⁴⁰. L'un des éléments déterminants de la démarche écologique a été de précisément de dépasser, à la fois, l'approche espèce-centrée propre à l'histoire naturelle depuis Aristote, et le simple recensement de certaines populations d'un territoire plus ou moins bien circonscrit⁴⁴¹. Même si le schème principal de l'investigation a continué de placer l'espèce au centre, constituant une écologie de l'espèce individuelle, une autécologie (dont l'éthologie pourrait rétrospectivement être considérée comme une spécialisation), celui-ci a été enrichi par l'ajout d'un second, où le foyer d'investigation n'est plus l'espèce, mais bien les relations auxquelles cette espèce prend part (la synécologie). C'est ainsi que ce sont progressivement développées l'étude des relations interspécifiques (la prédation, le parasitisme, la compétition, la succession végétale, etc.), et l'étude des relations entre un ensemble d'espèces et leur environnement physique commun (en regard de la lumière, du courant d'un corps d'eau, de certaines données physico-chimiques du milieu telles que la concentration en ions hydrogène ou en oxygène, etc.). Si on accepte de voir en ces éléments disparates les fondements d'une discipline, il semble que les premiers écologues aient adopté une posture à vocation systématique en regard du comportement ou de la physiologie d'une espèce animale particulière.

C'est dans ces efforts de situer les espèces dans un contexte élargi, plus particulièrement dans l'élaboration et le développement de concepts tels que ceux d'habitat, d'association ou de communauté biotique/biocénose⁴⁴², que l'écologie prépare le terrain à

⁴⁴⁰ Park, T., 1946, pp. 316-317, Taton, R., 1964, p. 683.

⁴⁴¹ Park, T., 1946, p. 317.

⁴⁴² Le concept de biocénose a été formulé dans Möbius, K. A., 1877, p. 126. Il désigne l'ensemble des relations et interactions qu'entretient un groupe de plantes et des animaux sur un territoire défini (Phillips, J., 1931, p. 4). Ce n'est qu'à partir des années 1910, notamment avec les contributions de Vestal, A. G., 1913, Shelford, V. E., 1915, et Clements, F. E., 1916, que la notion d'une unité intégrant plusieurs espèces végétales et animales commence à s'imposer, à orienter l'investigation écologique. Pour que soit intégrée la biocénose, ou la communauté biotique, à un réseau de relations incluant le milieu abiotique, il faut attendre l'élaboration du concept d'écosystème dans Tansley, A. G., 1935, pp. 299-304. L'une des premières difficultés de la discipline a été de définir rigoureusement les concepts utilisés pour décrire les unités auxquelles les écologues s'intéressent. Jusque dans les années 1960, plusieurs auteurs y sont allés de leur contribution personnelle

l'observation ultérieure de comportements infra-spécifiques. En effet, en contribuant à modifier l'angle selon lequel un type d'organisme est appréhendé (non plus directement mais en tant que membre d'une communauté biotique), l'écologie exerce une influence sur le choix des comportements ou des séquences d'actions qui sont investigués. Ce qui est alors placé au centre de l'investigation, ce ne sont plus automatiquement les comportements les plus explicites de l'espèce, mais bien ces caractéristiques (incluant les comportements) qui apparaissent pertinentes dans le système écologique envisagé. Un exemple significatif de l'influence qu'a eue l'approche écologique pour l'étude ultérieure du comportement est donné par les travaux sur certains optimums. En identifiant les paramètres (physico-chimiques et populationnels) qui engendrent la valeur maximale d'une certaine donnée biologique, par exemple la densité de population en regard de la température d'un milieu, les premiers écologues ont montré de façon quantitative que les conditions dans lesquelles les organismes vivent peuvent très bien ne pas être optimales en milieu naturel⁴⁴³. D'où le double constat que les optimums biologiques demeurent non seulement relatifs à l'organisme et aux conditions dans lesquelles il est étudié mais, aussi, qu'un optimum pour une caractéristique de l'organisme peut être atteint au détriment d'une autre caractéristique. Par exemple, la croissance maximale d'une population se fait possiblement au détriment de la longévité des organismes individuels⁴⁴⁴. En dehors des questions entourant la gestion des ressources fauniques, et selon la démarche scientifique de la nouvelle discipline, le caractère relatif du concept d'optimum devait éventuellement aboutir à l'élaboration d'une notion plus nuancée, celle de compromis entre des caractéristiques dont les optimums ne peuvent être atteints conjointement. Cependant, avant que les compromis ne soient considérés comme proprement économiques (en termes de coûts et de gains), à partir des années 1960⁴⁴⁵, ils seront d'abord envisagés en termes de contraintes affectant, soit les individus d'une population dans un milieu donné en regard d'un problème spécifique, soit

(cette liste n'est évidemment pas exhaustive : Tansley, A. G., 1920, Yapp, R. H., 1922, Carpenter, J. R., 1936, Allee, W. C. et Park, T., 1939, Evans, F. C., 1956, Friederichs, K., 1958, et Udvardy, M. F. D., 1959). Pour une appréciation contemporaine de ces concepts, nous renvoyons le lecteur à Chapman, J. L. et Reiss, M. J., 1999.

⁴⁴³ Voir Gause, G. F., 1932, pour un exemple.

⁴⁴⁴ Allen, W. E., 1934, p. 220.

⁴⁴⁵ Kennedy, M. et Gray, R. D., 1993, p. 158.

les populations de plusieurs espèces proches partageant un même milieu⁴⁴⁶. Ces thèmes typiquement écologiques contribueront de façon importante à la constitution de l'écologie comportementale, à l'identification de comportements nouveaux, autant d'ordre spécifique qu'infra-spécifique.

Toujours dans le répertoire de l'écologie, mais cette fois en parallèle avec des préoccupations évolutionnistes, les travaux portant sur l'isolement de populations d'une même espèce, ainsi que sur les aspects géographiques de la spéciation, éclairent encore l'investigation du comportement animal. L'isolement reproductif, s'il est d'abord étudié sous l'angle des mécanismes contribuant à la spéciation⁴⁴⁷, n'en permet pas moins d'attirer l'attention sur la variabilité de certains traits phénotypiques (et donc comportementaux) entre populations isolées d'une même espèce⁴⁴⁸. D'une façon générale, l'apport de l'écologie à l'écologie comportementale a été de changer le positionnement de l'organisme individuel dans l'investigation, en mettant en évidence des relations d'ordre environnemental, populationnel et interspécifique dans lesquelles il est impliqué. De plus, en permettant d'opérer des distinctions inédites au sein des phénomènes observés, l'étude de ces relations « écologiques » contribue à révéler une série de comportements infra-spécifique. Témoignage d'une spécialisation rapide de la biologie, ces développements de l'écologie, contemporains de ceux de l'éthologie classique, lui sont pourtant demeurés parallèles et indépendants dans une large mesure. L'étude la plus souvent mentionnée comme marquant un rapprochement de l'éthologie et de l'écologie est celle de Cullen (1957).

La troisième et dernière perspective éclairant les variations comportementales individuelles chez une espèce découle de l'usage de la théorie des jeux. Bien que les travaux classiques de von Neumann, Morgenstern et Nash aient été publiés dans la période où l'éthologie classique a eu cours –de 1936 à 1957 avons-nous mis en évidence au

⁴⁴⁶ MacArthur, R. H., 1958.

⁴⁴⁷ Dobzhansky, T., 1940, et Mayr, E., 1940.

⁴⁴⁸ Dans Dice, L. R., 1940, pp. 293-294 il n'est pas question de comportements mais de divergences psychologiques, où les membres de deux sous-espèces sont interfertiles dans les conditions du laboratoire, mais ne se reproduisent pas ensemble dans la nature.

Chapitre II—, ceux-ci, de façon encore plus marquée que pour ceux de l'écologie, n'ont laissé aucune trace dans la pratique des éthologues. Cela n'est guère étonnant puisque l'approche mathématique, dans sa version la plus simple (sans évolution dans le temps), commence à susciter l'intérêt des biologistes à partir des années 1960⁴⁴⁹. Qu'elle soit utilisée dans sa version statique originale (jeu simple), ou dans une construction dynamique (jeu évolutif)⁴⁵⁰, la théorie des jeux permet de tester non pas la corrélation de séquences d'actions (des tactiques, selon le vocabulaire approprié) préalablement identifiées, mais plutôt d'entrevoir ces entités selon une perspective évolutionniste. Cependant, si l'usage de cette approche mathématique confirme que le comportement animal peut être étudié à un niveau infra-spécifique, elle ne constitue pas un guide approprié pour identifier l'unité sur laquelle pourrait être fondée une nouvelle ontologie du comportement. Les tactiques que met en scène la théorie des jeux sont instanciées par des phénomènes naturels variés, de divers niveaux de complexité, en fonction du système à l'étude. Les jeux modélisés peuvent rassembler aussi bien des séquences d'actions relativement simples (compétition spermatique, c'est-à-dire : investir plus de spermatozoïdes dans un nombre limité de partenaires vs investir moins de spermatozoïdes dans un nombre plus élevé de partenaires⁴⁵¹), qu'un ensemble plus élaboré de séquences d'actions (producteur-chapardeur, c'est-à-dire : toujours chercher soi-même sa nourriture vs chercher et consommer la nourriture découverte par les autres⁴⁵²).

Pour l'identification de comportements individuels, l'usage de cette approche implique que les séquences d'actions considérées représentent, pour l'individu, des déclinaisons alternatives de l'effectuation d'une seule et même activité. Non pas que l'espèce considérée dispose nécessairement de la capacité d'effectuer le choix entre ces alternatives : hormis l'usage d'hypothèses concernant l'hérédité des options (approche

⁴⁴⁹ Notamment, avec les travaux de Lewontin, R. C., 1961, Verner, J., 1965 et Hamilton, W. D., 1967.

⁴⁵⁰ Maynard Smith, J. et Price, G. R., 1973, Maynard Smith, J., 1982. Une excellente introduction aux deux théories, entendues comme "théorie des jeux classique" et "théorie des jeux évolutionnaires", est proposée dans Riechert, S. E. et Hammerstein, P., 1983.

⁴⁵¹ Parker, G. A., 1993, et Parker, G. A. et Begon, M. E., 1993.

⁴⁵² Barnard, C. J. et Sibly, R. M., 1981, confirment expérimentalement le modèle producteur-chapardeur. Giraldeau, L.-A., Caraco, T. et Valone, T. J., 1994, montrent que la proportion de producteurs et de chapardeurs peut être plastique chez certaines espèces.

dynamique), la théorie des jeux ne considère pas les facteurs participant à la détermination des alternatives. De plus, et bien que cela semble a priori banal, ce qui permet de faire jouer ensemble deux ou plusieurs tactiques, ou, en d'autres mots, ce qui permet de parler d'alternatives pour une activité, est le fait que celles-ci puissent être exprimées en termes de gains. Bien que le gain en question représente un gain en aptitude phénotypique pour l'individu, une valeur approchée de l'aptitude phénotypique, exprimée selon une devise de conversion, s'avère nécessaire pour permettre la vérification empirique⁴⁵³. C'est la devise, la traduction en une quantité mesurable par l'investigateur, qui permet de rapprocher deux alternatives et de les faire « jouer » ensembles. La devise utilisée aura donc tout à voir avec l'activité considérée dans le jeu (l'énergie absorbée, le risque de prédation, la charge parasitaire, etc.). Evidemment, la théorie des jeux présente l'intérêt supplémentaire de permettre que soient testées des inférences évolutionnistes à propos des alternatives comportementales individuées. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce sujet, et notamment sur la notion de stratégie évolutive stable (*evolutionary stable strategy*), dans le chapitre qui suit.

Dans tous les cas, par rapport à une ontologie du comportement élaborée en regard de la notion d'espèce, il semble bien que la découverte de variations ou d'alternatives infra-spécifiques, et surtout leur analyse à l'aide de la théorie des jeux, enrichissent l'investigation d'un élément épistémique radicalement nouveau. Pour nous faire une idée plus précise de cette nouveauté, il importe de nous attarder un instant sur la description classique du comportement en éthologie. Pour l'éthologue, l'activité ou le comportement peut être circonscrit dans l'espace et le temps par les séquences d'actions qui le composent. Ces séquences d'actions n'étant pas agencées de façon complètement aléatoire pour un comportement donné, c'est la répétition de séquences qui lui confère l'essentiel de son identité. Moyennant la répétition plus ou moins fiable de la série des séquences d'actions, il devient possible pour l'éthologue d'identifier et de nommer le comportement. Néanmoins, l'élément essentiel permettant l'individuation d'un comportement demeure sans contredit le début de la série des séquences d'actions, le

⁴⁵³ Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A., 2008, pp. 70-71. La devise de conversion utilisée, quelle qu'elle soit, est nécessairement liée à l'aptitude phénotypique individuelle : les gains sont toujours remis en jeu jusqu'à la disparition du joueur (Slobodkin, L. B. et Rapoport, A., 1974).

déclenchement du comportement. Dans le cadre de la théorie lorenzienne, l'animal débute un comportement parce que les stimuli nécessaires ont été réunis et sont suffisants pour le déclenchement dans un contexte particulier. L'apport de la théorie des jeux, comme celui plus général de l'approche évolutionniste, a été d'inverser la perspective d'individuation des comportements. Le déclenchement du comportement devient donc secondaire par rapport au rôle et à l'avantage biologiques auxquels il contribue. Ainsi, le rôle d'un comportement, l'approvisionnement par exemple, établit le contexte biologique dans lequel des alternatives peuvent être observées, et suggère comment les gains d'un jeu doivent être évalués. C'est cependant l'avantage biologique (la fonction adaptative) qui permet de confirmer que les phénomènes observés sont bel et bien des alternatives. Disposant de cet outil supplémentaire, l'écologue est en mesure de compléter la description éthologique du comportement spécifique par l'adjonction d'un élément décisionnel, contexte-dépendant, fondé sur une compréhension évolutive du phénomène. La distinction épistémique qu'impose la théorie des jeux contribue à l'individuation de comportements infra-spécifiques qui étaient jusque-là soit séparés de façon inappropriée, soit confusément amalgamés. Aussi, la démarche théorique initiale permet, si ce n'est d'identifier des phénomènes nouveaux, à tout le moins d'explorer certains des déterminants qui pèsent sur les alternative d'un comportement. Une nouvelle fois, l'écologie comportementale, par rapport à l'éthologie, dispose d'un moyen supplémentaire pour procéder à l'individuation et à l'analyse d'unités comportementales plus fines.

Dans une perspective différente, l'une des analogies clefs de l'éthologie classique permet de mieux comprendre pourquoi les investigateurs n'ont pas su apprécier le comportement animal à un niveau infra-spécifique. L'analogie en question, qui a connu sa plus grande fortune sous la plume de Lorenz, consiste à assimiler l'ontogénèse de l'instinct à celle de l'un des organes de l'animal⁴⁵⁴. Ici, contrairement à la première partie de cette section, il ne s'agit pas de nous attarder sur une distinction, ou un principe d'individuation, que les éthologues n'auraient pas relevé. Au contraire, il importe de montrer comment un

⁴⁵⁴ L'un des premiers usages de cette analogie par Lorenz se trouve dans Lorenz, K. Z., 1970 [1935], p. 249. Toutefois, l'éthologue autrichien n'est pas le premier à effectuer ce rapprochement entre instinct et organe. Brigandt, I., 2005 (p. 595, note 67), en souligne la présence chez deux biologistes allemands (Alverdes, F., 1925, et Hempelmann, F., 1926) près d'une décennie plus tôt.

élément épistémique particulier, l'analogie de l'organe, a participé à la légitimation et au renforcement d'une ontologie strictement spécifique du comportement animal.

Dans l'approche éthologique classique, l'analogie permet d'abord de circonscrire le domaine épistémologique dans lequel le comportement animal est investigué. Le schème qu'elle installe –l'instinct est issu d'un processus ontogénétique héréditaire, c'est-à-dire intégralement transmis d'une génération à l'autre et, surtout, indépendant de l'expérience de l'organisme⁴⁵⁵– suggère autant qu'il les restreint, des angles permettant de comprendre le comportement. En premier lieu, en tant qu'il est l'expression d'un attribut de l'espèce, l'instinct est tout indiqué pour la taxonomie et, plus généralement, pour la méthode comparative à visée taxonomique. Ensuite, dans la mesure où cette expression est le résultat d'une détermination génétique, mais qu'elle demeure néanmoins modulée par les différences de milieux pendant l'ontogénèse, ainsi que par certaines fluctuations environnementales ponctuelles⁴⁵⁶, trois facettes complémentaires se prêtent à l'investigation. D'abord, il s'agit de comprendre en quoi consiste un instinct particulier, de décrire le cadre spatial et temporel de son exécution. Ensuite, il importe de cerner son rôle biologique pour l'organisme, ou l'effet proximal que cet instinct réalise. Finalement, la méthode éthologique consiste à identifier les déterminants physiologiques et environnementaux régissant l'exécution d'un instinct ou d'une séquence d'actions particulière dans laquelle celui-ci intervient. Les trois cas d'étude que nous avons associés à l'éthologie classique expriment bien la complémentarité de ces aspects⁴⁵⁷.

⁴⁵⁵ Brigandt, I., 2005, p. 579.

⁴⁵⁶ Tinbergen, N., 1963, p. 414. Dans ce passage, il souligne clairement la force de cette analogie pour l'investigation éthologique : « The treatment of behaviour patterns as organs has not merely removed obstacles to analysis, it has also positively facilitated causal analysis, for it led to the realisation that each animal is endowed with a strictly limited, albeit hugely complex, behaviour machinery which (if stripped of variations due to differences in environment during ontogeny, and of immediate effects of a fluctuating environment) is surprisingly constant throughout a species or population. »

⁴⁵⁷ 1° La danse des abeilles consiste en une série de mouvements répétitifs, elle transmet de l'information et elle est déterminée, notamment, par des caractéristiques des sources de nourriture. 2° Le comportement d'enlèvement de la mouette rieuse a comme rôle biologique de retirer les fragments de coquille du nid. Ce sont la forme, la taille et la couleur des objets qui initient le comportement. 3° Finalement, l'attachement à une entité, objet ou organisme, est le rôle biologique de l'imprégnation chez les oies cendrées. Dans ce cas d'étude, il s'avère plus difficile de disjoindre la description de la structure du phénomène des éléments qui la déterminent.

En tant qu'elle justifie le caractère héréditaire fort des instincts, et en tant qu'elle suggère une partie du schème causal devant présider à l'analyse du phénomène comportemental, l'analogie s'avère particulièrement efficace pour mettre en avant la méthode éthologique. Pour nous faire une idée de cette efficacité, il suffit de nous tourner du côté de la source de l'analogie, en direction de l'organe. L'ontogénèse du cœur, par exemple, est un processus héréditaire indépendant, pour une très large part, de facteurs environnementaux. Aussi, le cœur, comme son anatomie nous le montre, possède une structure à la fois caractéristique et déterminée : il est excitable, constitué de deux oreillettes, de deux ventricules, d'une enveloppe, etc. Son rôle biologique est de pomper le sang dans tout le corps de façon continue. Les déterminations physiologiques et hormonales affectent autant sa structure (contraction due à une excitation électrique par exemple) que la façon dont le rôle biologique est accompli (contractions plus ou moins rapides). Tout dans le rapprochement analogique des instincts et des organes invite à l'investigation fonctionnelle/mécaniste et taxonomique.

Si la fonction épistémique de l'analogie contribue directement à orienter l'investigation des éthologues, son impact sur la discipline s'avère néanmoins encore plus important. D'abord, elle permet à l'éthologie d'adopter une position alternative et sans ambiguïté en regard du dualisme cartésien qui continue d'alimenter l'investigation du comportement au début du 20^e siècle⁴⁵⁸. C'est contre ce dualisme, et plus précisément contre l'opposition marquée de deux grands courants d'investigation dans la psychologie animale, le mécanisme et le néovitalisme, que Lorenz inscrit son programme de recherche, et que l'analogie acquiert son importance⁴⁵⁹. Pour les premiers éthologues, et comme en

Par exemple, le fait que l'imprégnation soit seulement possible pendant une période limitée constitue autant un aspect de la description du phénomène qu'un élément physiologique interne de sa détermination.

⁴⁵⁸ Exprimant clairement sa position mentaliste-vitaliste à l'égard du comportement animal, Maurice Thomas, un émule belge de Fabre, illustre bien la permanence du dualisme. Il écrit : « Certes, on peut prétendre que le Limaçon est attiré par l'humidité ; mais on a tout autant de raison pour dire qu'il la recherche. L'une comme l'autre des interprétations est arbitraire, et la rigoureuse logique est que chaque être vivant recherche, par les moyens naturels qu'il possède, les conditions utiles à sa vie ; si la conservation ou la perte de l'activité est un phénomène d'ordre rigoureusement physico-chimique, les efforts que l'animal tente pour y échapper entrent dans le domaine psychique. » (Thomas, M., 1926, p. 117).

⁴⁵⁹ Le positionnement, par Lorenz, de la nouvelle psychologie animale entre le mécanisme des béhavioristes et un certain néovitalisme a été exprimé lors de la première rencontre de la *Deutsche Gesellschaft für*

témoigne le langage parsemé d'analogies mécanistes qui se met en place au fil des développements théoriques de la discipline, l'étude des instincts doit être menée sans que l'explication ne réfère à des expériences subjectives animales⁴⁶⁰. A rebours des positions de McDougall (1871-1938) et Bierens de Haan (1883-1958), impliqués dans l'étude du comportement, les éthologues défendent une explication strictement physiologique des phénomènes comportementaux. Et l'étude des causes physiologiques du comportement animal doit demeurer exempte de référence aux éléments de conscience, d'intention et même de finalité⁴⁶¹. Les éthologues classiques partagent donc ce cadre épistémique avec certains psychologues expérimentaux et les behavioristes en général⁴⁶². Pour autant, et bien qu'elle contribue elle aussi à une conception mécanomorphique de l'animal⁴⁶³, l'éthologie critique davantage qu'elle n'endosse la conception radicalement mécaniste du behaviorisme. Lorenz, par exemple, conçoit très bien que les instincts puissent éventuellement être réduits à des mécanismes neuronaux sous-jacents, mais il se refuse à admettre la simplicité du schème d'explication behavioriste. Le déclenchement d'un instinct ne peut être interprété comme étant simplement la réponse à un stimulus extérieur. D'autres facteurs, internes, notamment l'état de l'organisme, interviennent dans l'initiation et l'exécution de l'instinct. En ce sens, le modèle hydraulique décrit par Lorenz n'a qu'une prétention mécaniste et réductionniste limitée : son apport heuristique consiste plutôt dans la description d'un système dans lequel le comportement instinctif est déclenché par des interactions entre des entités internes (intervenant dans l'accumulation et la libération de l'énergie spécifique), et entre des entités internes et externes (des stimuli environnementaux), sans dénier la complexité et l'intégration des processus physiologiques impliqués.

Tierpsychologie en 1936 (Burkhardt, R. W., 1983, pp. 435-436). La communication a été publiée l'année suivante dans le premier numéro du journal de la société (Lorenz, K. Z., 1937a).

⁴⁶⁰ Brigandt, I., 2005, pp. 587-588, souligne que Lorenz admet, plus tard, des émotions et des états subjectifs chez les animaux.

⁴⁶¹ *Ibid.*, pp. 576-577.

⁴⁶² Une citation virulente de Thorndike illustre bien la position de la psychologie expérimentale : «To the interactionists I would say: 'Do not any more repeat in tiresome fashion that consciousness *does* alter movement, but get to work and show when, where, in what forms and to what degrees it does so'.» (Thorndike, E. L., 1898, p. 104 –cité dans Chance, P., 1999, p. 439).

⁴⁶³ Crist, E., 1998, p. 69.

Dans cet apparent holisme matérialiste⁴⁶⁴, l'analogie de l'organe demeure tout à fait cohérente pour le programme éthologique. Les instincts animaux constituent des entités strictement matérielles, sans pour autant pouvoir être réduits aux séries de chaînes de réflexes des physiologistes, ou aux séquences de stimulus externes et de réponses des behavioristes⁴⁶⁵. A la façon d'un organe, l'instinct, ainsi que ses rôles biologiques et ses déterminations, ne peut être correctement appréhendé sans considérer le tout organique de l'animal. C'est pour cette raison que les éthologues classiques insistent sur l'importance de distinguer les phénomènes qu'ils étudient des chaînes d'action réflexe. Les actions instinctives, que Lorenz différencie des réflexes en utilisant l'expression « action réflexe désirée » (*desired reflex action*)⁴⁶⁶, implique une forme d'appétence envers un élément, une stimulation, externe à l'organisme. Cette extériorisation, Tinbergen l'évoque comme une détermination spatiale⁴⁶⁷. Surtout, ces actions instinctives ne peuvent être immédiatement décrites en termes physiologiques, en utilisant les notions de neurone, d'axone ou d'influx nerveux par exemple. Le modèle psycho-hydraulique devient alors indispensable pour offrir une compréhension alternative à un système complexe et non élucidé. Par ailleurs, pour que l'action instinctive soit accomplie, il doit y avoir eu au préalable une accumulation suffisante d'énergie spécifique dans le système nerveux de l'organisme (dans la boîte noire). Cette énergie, ou cette pulsion (*drive*), non seulement appelle l'action (ou la séquence d'action) à la rencontre de l'association appropriée de stimulus mais, encore, se décharge lorsque l'action est exécutée⁴⁶⁸. Au contraire, l'action purement réflexe peut être

⁴⁶⁴ Pour pallier la diversité des conceptions mécanistes dans la biologie de la première moitié du 20^e siècle, Allen, G. E., 2005, propose une caractérisation simple et éclairante. Ainsi, le holisme matérialiste peut être utilement contrasté avec, d'une part, le mécanisme matérialiste (la connaissance détaillée des parties et de leurs relations permet de produire une description complète du système (p. 265)) et, d'autre part, avec le holisme non-matérialiste, ou le vitalisme (les organismes vivants ne peuvent être complètement décrits à l'aide de lois physico-chimiques puisque leur complexité est coordonnée par une force non-mesurable et non-matérielle (p. 267)). En ce sens, l'holisme matérialiste est la conception selon laquelle l'investigation de parties ou de processus ne peut être complète sans la prise en compte de niveaux de complexité supérieurs, c'est-à-dire l'organisme dans le cas de l'étude du comportement animal. Dans la mesure où le déclenchement d'un instinct est en partie déterminé par une association de stimuli, s'ajoutant à des mécanismes physiologiques internes de détermination, et que cette association de stimuli doit nécessairement être intégrée comme telle par l'organisme, il semble bien que les éthologues classiques aient adopté une approche holiste du comportement animal. Voir, par exemple, Lorenz, K. Z., 1937b, p. 247.

⁴⁶⁵ Ewer, R. F., 1957, p. 601.

⁴⁶⁶ Lorenz, K. Z., 1937b, p. 246.

⁴⁶⁷ Tinbergen, N., 1939, p. 211.

⁴⁶⁸ Hinde, R. A., 1956, p. 326.

déclenchée à tout moment en conséquence de la stimulation adéquate. De plus, l'action réflexe n'occasionne chez l'animal aucun processus de recherche de la stimulation à satisfaire⁴⁶⁹. Cette autre façon de circonscrire leur objet par les éthologues, établissant un critère essentiel pour l'identité de l'éthologie classique au moment de sa constitution, perd de sa raison d'être dans l'étude contemporaine du comportement. Pour les écologues, la distinction entre l'exécution de réflexes et les autres mouvements animaux n'a aucune pertinence. Les deux catégories d'actions font intervenir le système nerveux et, parce que l'investigation du comportement se fait selon un contexte écologique et évolutif, il n'existe aucun motif a priori d'exclure les mouvements réflexes sur une base neurologique ou cognitive. Néanmoins, parce que les écologues se positionnent dans ce contexte particulier, l'unité épistémique que les éthologues excluent, la chaîne d'action réflexe, demeure trop fine pour l'écologie comportementale. La distinction effectuée par les premiers éthologues pour circonscrire leur discipline et illustrer la spécificité de leur objet d'étude est devenue non pertinente.

En parallèle à cette inscription de l'instinct dans un cadre d'inspiration holiste et matérialiste (même si physiologiquement abstrait), positionnement important pour le développement de l'éthologie classique, l'analogie de l'organe contribue à définir de façon encore plus étroite l'objet d'investigation. Participant au rejet du dualisme des substances qui polarise traditionnellement l'analyse du comportement, l'analogie contribue cependant à défendre une autre césure épistémique qui, elle, sera moins féconde pour la discipline. Il s'agit de la distinction entre les éléments comportementaux innés et acquis, ou appris. En accord avec l'image des structures physiologiques que sont les organes, les éthologues, et Lorenz en tête de liste, postulent un caractère héréditaire fort associé au déclenchement et à l'exécution des instincts animaux. Exactement à la manière de structures morphologiques complexes telles qu'une aile ou un organe, les comportements apparaissent comme des unités fondamentalement innées, intrinsèques à l'organisme et transmises à la descendance⁴⁷⁰. L'ontogénèse d'une séquence d'actions peut admettre une composante environnementale, acquise, mais celle-ci demeure seconde par rapport à la composante

⁴⁶⁹ Lorenz, K. Z., 1937b, p. 246.

⁴⁷⁰ Pour une liste des critères étant mis de l'avant pour définir l'innéité d'un trait, voir Wimsatt, W. C., 1985.

héritée. Lorenz demeurera toujours ferme quant à la détermination strictement innée des comportements instinctifs, à la différence de la plupart des éthologues classiques qui en viendront à nuancer l'importance de la dichotomie⁴⁷¹. Le caractère inné d'une unité de comportement n'en demeure pas moins fondamental pour l'usage de la méthode comparative par les éthologues. Le seul moyen pour eux de s'assurer que les différences dans les unités observées sont bien spécifiques, et non le fruit de conditions environnementales différentes, est de concevoir des expériences discriminantes⁴⁷².

Envisagée depuis Darwin⁴⁷³, et sans doute même beaucoup plus tôt⁴⁷⁴, la distinction de composantes comportementales innées et acquises (ou apprises) contribuera à alimenter les critiques à l'encontre de l'éthologie classique. La partition des séquences d'actions en innées et en acquises, et plus tard la partition de certaines séquences d'actions en composantes innées et environnementales⁴⁷⁵, distingue clairement les unités comportementales étudiées par les éthologues. De plus, en mettant en avant le caractère fondamental de ces entités, les éthologues marquent de façon forte la particularité de leur démarche par rapport à celle des psychologues ou des béhavioristes, axée essentiellement sur l'apprentissage et l'influence décisive des stimuli environnementaux. Pour autant, l'importance accordée par les éthologues à l'innéité de certaines composantes du comportement, au détriment de l'intérêt pour les déterminations environnementales impliquées, et leur insistance à mener l'étude des comportements en milieu naturel ou semi-naturel ne composent pas un paradoxe de la pensée éthologique. En fait, et c'est ainsi que

⁴⁷¹ Tinbergen remet même en question la valeur heuristique de l'adjectif « inné », soulignant son caractère dommageable (*harmful*) (Tinbergen, N., 1963, p. 425).

⁴⁷² Tinbergen présente ce type de démarche dans Tinbergen, N., 1974 [1951], pp. 128-142. Il insiste particulièrement sur ce point dans Tinbergen, N., 1959, p. 320-321.

⁴⁷³ Par exemple, dans *L'expression des émotions chez l'homme et les animaux*, Darwin discute des expressions et des réactions innées, ainsi que des réactions qui doivent être apprises. Plus intéressant encore, il aborde la question de la relation entre leur acquisition et leur hérédité. Deux passages illustrent bien sa position : « These facts alone suffice to show that many of our most important expressions have not been learnt; but it is remarkable that some, which are certainly innate, require practice in the individual, before they are performed in a full and perfect manner [...]. » (Darwin, C., 1872, p. 352). « Certain other gestures, which seem to us so natural that we might easily imagine that they are innate, apparently have been learned like the words of a language. » (Darwin, C., 1872, p. 353)

⁴⁷⁴ Wimsatt s'intéresse de près à cette dichotomie. Selon lui, elle remonte au moins jusqu'à Platon (Wimsatt, W. C., 1985).

⁴⁷⁵ Voir, par exemple, Tinbergen, N., 1959, p. 320.

nous revenons à l'élément ontologique principal mis en œuvre dans l'individuation des phénomènes, les éthologues classiques se réclament de l'investigation des séquences d'actions « naturelles » des organismes. Au-delà de l'analogie de l'organe, la dichotomie de l'inné et de l'acquis représente un principe épistémique et épistémologique simple, quoique problématique, pour parvenir au plus près de l'essence spécifique du comportement animal.

Pour des motifs de rigueur scientifique, les écologues ne s'inquiètent pas de savoir si le ou les phénomènes qu'ils étudient touchent à la nature propre et originale de l'espèce, telle qu'elle s'exprimerait dans un contexte naturel ou originel. A la lumière de la connaissance d'arrière-plan actuelle, les présupposés nécessaires pour défendre une telle conception sont trop nombreux. D'abord, il n'est pas évident que les écologues requièrent une définition rigoureuse de la notion d'espèce. Certes, la notion apparaît indispensable pour l'usage de phylogénies dans l'approche comparative. L'espèce représente alors une catégorie qui condense l'information dont nous disposons au sujet des formes actuelles et ancestrales d'organismes. Aussi, la notion apparaît encore justifiée par le recours à l'approche par réduction. Par exemple, l'investigation de la corrélation entre un aspect du comportement et une composante génétique repose sur une caractéristique essentielle intrinsèque de l'espèce. Cependant, la notion perd une large part de son intérêt lorsqu'il s'agit pour l'écologue de s'intéresser à des interactions écologiques individuelles, à la fréquence des stratégies –ou de certains autres traits phénotypiques– dans une population ou entre des populations différentes. L'espèce ne renvoie plus alors qu'à une catégorie désignant une communauté de propriétés ou de ressemblances, et l'investigation ne requiert pas, non plus qu'elle n'implique, l'existence d'une essence spécifique.

Ensuite, la notion de milieu naturel s'avère tout aussi problématique. Puisque les espèces s'inscrivent dans une histoire évolutive, il est délicat d'estimer quel milieu est le plus naturel pour l'expression de leurs phénotypes. Au mieux apparaît-il possible d'estimer les conditions écologiques dans lesquelles s'est déroulée la majeure partie de leurs histoires évolutives. Les écologues n'ont d'autre choix que de composer avec l'anthropisation du

milieu⁴⁷⁶. Dans leurs individuations, et surtout dans leurs investigations, les écologues ont néanmoins perpétué l'effort de maîtrise des éléments environnementaux influant sur l'étude de phénomènes comportementaux. Cette attitude, commune à toutes les sciences expérimentales contemporaines ne correspond certainement pas à un héritage de l'approche éthologique.

Enfin, en regard de la pratique scientifique contemporaine, l'analogie de l'organe a perdu l'essentiel de sa valeur heuristique. D'abord, pour l'écologie comportementale, il importe peu, en général, d'opérer une distinction franche dans les types d'ontogénèses qui participent à l'organisation des comportements. Surtout, la partition en composantes innées ou acquises ne compte pas comme principe d'individuation des comportements eux-mêmes. Certes, dans la mesure où les éléments de détermination génétiques font l'objet d'investigations, la dichotomie persiste toujours dans la pratique actuelle. Cependant, elle n'est plus utilisée pour décrire des aspects du comportement, mais plutôt pour en mener l'étude. En d'autres mots, la conception dichotomique du comportement n'a plus de rôle épistémique –c'est-à-dire un rôle structurant dans la connaissance de l'objet–, mais elle possède toujours une fonction épistémologique et en cela oriente l'investigation contemporaine.

Par ailleurs, si l'analogie, et surtout l'importance accordée au caractère inné des phénomènes, confère une certaine cohésion à l'objet d'étude des éthologues, il ne semble pas y avoir d'élément jouant une fonction similaire en écologie comportementale. A ce stade de notre analyse, l'hypothèse la plus simple pour rendre compte de cet état de fait est sans doute la multiplication des perspectives adoptées pour l'investigation, tel qu'en atteste le schème causal que nous avons illustré à la figure 8. L'effet et la cause de chacune des deux relations causales que nous avons exposées (celle de la biologie dite fonctionnelle et celle de la biologie évolutive) présentent autant d'angles de travail pour l'écologue.

⁴⁷⁶ A titre d'exemple, l'article de Rose, E., Nagel, P. et Haag-Wackernagel, D., 2006, traite des stratégies d'approvisionnement et des patrons temporels d'activité adoptés par les pigeons bisets en milieu urbain.

6.6 La notion de comportement animal

Au terme de ce dernier des chapitres dédiés à la comparaison de l'éthologie classique et de l'écologie comportementale, deux tâches s'imposent à nous. D'abord, à titre de synthèse, il semble indispensable d'exposer de façon concise les différences qu'affichent les deux disciplines dans leur conception respective du comportement animal. En faisant ressortir les contrastes essentiels qui permettent de démarquer les disciplines, nous retirerons les fruits de la démarche d'épistémologie historique que nous avons mise en place au cours de cette réflexion. Ensuite, comme nous l'avions annoncé au début de notre réflexion, il nous faut exploiter ces résultats afin de dégager une première approximation de ce que désigne la notion de comportement animal en écologie comportementale. Cette première ébauche constituera l'indispensable matériau à l'aide duquel nous entreprendrons le dernier chantier de notre travail, à savoir d'exposer la conception du comportement animal que l'écologie comportementale véhicule aujourd'hui.

Le premier grand clivage qui permet de distinguer les deux disciplines est de nature métaphysique. Il concerne la conception de la nature qui est implicitement associée au comportement animal dans l'investigation. En fait, bien que l'éthologie classique et l'écologie comportementale appréhendent toutes deux le comportement animal comme un ensemble d'interactions entre l'organisme et son milieu, elles n'en endossent pas moins des interprétations distinctes de ces interactions. Nous avons vu que l'éthologie s'est démarquée du courant psychologique en revendiquant l'importance des études menées dans les conditions les plus naturelles possibles⁴⁷⁷. Pour les fondateurs de la discipline, il s'agissait de faire du comportement un objet scientifique respectable –et non plus un thème de la curiosité naturaliste–, et de valoriser une démarche originale d'investigation. Ces deux revendications ont fortement déterminé la perspective adoptée par la discipline. Même si, sur le plan de la pratique, l'éthologie a progressivement réussi à s'éloigner de l'histoire naturelle, elle est néanmoins restée prisonnière de sa conception du comportement animal. Ainsi, pour l'éthologie, le comportement est une propriété spécifique et, en tant que tel, il ne peut être légitimement décrit et étudié que dans les conditions naturelles de la vie de

⁴⁷⁷ Tinbergen, N., 1963, p. 411.

l'espèce. A l'intérieur de cet impératif méthodologique sont condensés deux éléments qui déforment le domaine de ce qui est assimilé au comportement animal. D'abord, le cadre dans lequel se positionne l'investigation impose une partition des phénomènes en naturels et non-naturels (aussi bien artificiels que dénaturés), ce qui n'est pas sans poser un important problème de définition. En effet, comment établir que le comportement observé est bien une expression naturelle de l'espèce, l'un de ses attributs ? Les éthologues ont emprunté deux voies pour répondre à cette question. D'une part, ils se sont principalement intéressés aux aspects du comportement qu'ils jugeaient les plus élémentaires, les coordinations héréditaires. D'autre part, ils ont travaillé avec des espèces dans des conditions pouvant être dites naturelles parce que postulées comme très similaires aux conditions ancestrales dans lesquelles les espèces auraient évolué. Autrement dit, le caractère fondamental et inné du phénomène, aussi bien que l'originarité des conditions dans lesquelles il se réalise, permettaient d'identifier les aspects du comportement d'un organisme pouvant être qualifiés de naturels. Du moins, c'est selon cette conception, de plus en plus floue au fur et à mesure que l'investigateur progresse dans les niveaux d'organisation du comportement, que l'éthologie définissait sa pratique objective.

C'est justement dans cette revendication qu'il faut comprendre le second élément qui impose aux éthologues une restriction sur les phénomènes pouvant être l'objet d'investigation. En effet, l'éthologie pose a priori une condition selon laquelle le comportement doit être étudié. Ici, l'emphase est déplacée de la qualité imposée par la condition (le caractère naturel du phénomène), à la subordination de la démarche d'investigation à un type particulier de condition. Il importe d'apprécier cette subordination pour ce qu'elle est : l'idéal naturaliste qui dirige la démarche éthologique n'est pas de nature scientifique. Certes, cet idéal a joué un rôle important dans le développement scientifique de l'intérêt pour une catégorie de phénomènes jusque-là négligés. Néanmoins, il n'a pas, en lui-même, contribué à ce que les résultats expérimentaux des éthologues soient plus objectifs ou cohérents que ceux de leurs prédécesseurs. D'ailleurs, il semble que le fait de conditionner (explicitement ou non) un programme de recherche en regard d'une conception extrascientifique n'apporte aucun élément susceptible d'en augmenter la valeur scientifique. Au mieux, la condition imposée possède-t-elle une valeur heuristique, et

canalise l'investigation dans une certaine direction. Cette remarque, d'une portée très large, peut d'ailleurs être illustrée par le développement du cadre économique de l'étude du comportement animal. Ainsi, ce n'est pas parce que Parker adopte une conception économique, dans le cas d'étude que nous avons présenté, que ces travaux sont plus scientifiques que ceux dédiés, par exemple, à l'investigation des états mentaux des animaux. Ils sont plus scientifiques parce que les méthodes que Parker utilise reposent sur un nombre moins importants de présupposés. Par ailleurs, l'introduction du cadre économique n'a, à aucun moment, conditionné toute la pratique de l'écologie comportementale. Cette conception, pour tout extrascientifique qu'elle soit, demeure une option parmi d'autres.

Toujours est-il que, les éthologues, en concevant l'essentiel de leurs travaux en référence aux conditions naturelles dans lesquelles vivent les organismes, circonscrivent, aussi bien qu'ils limitent, le domaine de ce qui est investigué. Pendant un certain temps, cette attitude cantonne l'éthologie à l'étude des mécanismes généraux qui permettent de comprendre l'exécution d'un aspect du comportement. Progressivement, la conception naturaliste cèdera le pas à une conception plus environmentaliste, c'est-à-dire plus sensible aux fluctuations du milieu de vie des organismes. Surtout, le comportement animal ne sera plus étudié seulement à la lumière de ce qu'offrent immédiatement les conditions naturelles dans lesquelles il est observé, mais aussi à l'aide d'hypothèses formulées, raffinées, et parfois même testées, dans d'autres contextes. Bref, les phénomènes construits par la raison s'imposeront peu à peu par rapport à ceux offerts par la nature.

Si nous faisons abstraction des conceptions psycho-hydraulique et hiérarchique du comportement –dans la pratique de l'écologie comportementale, rien ne subsiste de la première, alors que la seconde n'intervient que sporadiquement–, le premier véritable modèle qui modifie et enrichit à la fois l'appréciation éthologique du comportement est celui de la sélection naturelle. Nous avons vu que l'éthologie n'y a eu recours que tardivement, à travers l'investigation du caractère adaptatif de certains traits. Pourtant, en tant qu'elle servait à qualifier un résultat naturel de l'évolution darwinienne, la notion d'adaptation s'insérait parfaitement bien dans la perspective naturaliste de la discipline.

Dans tous les cas, non seulement l'introduction du modèle de la sélection naturelle positionne-t-elle le glissement définitionnel qui s'opère d'une discipline à l'autre –d'une définition du comportement par les conditions dites naturelles lui servant de support vers une définition fondée sur la connaissance économique des interactions écologiques auxquelles l'organisme participe–, mais elle permet également d'apprécier un second clivage, épistémologique celui-là, entre les deux disciplines.

En effet, avec le développement de l'intérêt pour la valeur de survie d'un trait, ce n'est plus la conception mécaniste du comportement qui occupe le centre de l'investigation. Une fois acquise la méthode éthologique –qui consiste simplement à assumer que toutes les unités de comportement possèdent un certain nombre de causes (ontogénétiques et physiologiques), et aussi que ces unités participent à des effets sur l'environnement, qu'elles sont intégrées à des activités biologiques–, celle-ci peut être mise à profit pour tester des hypothèses évolutionnistes. Ainsi, en considérant le comportement animal comme résultant au moins en partie d'un processus d'évolution par la sélection naturelle, il s'agit, en plus d'attester du caractère adaptatif de certains de ses aspects, d'élucider les modalités plus générales des processus évolutifs susceptibles d'avoir engendré les phénomènes observés, et d'élaborer des méthodes permettant d'appréhender les processus évolutifs en cours dans les populations naturelles actuelles. Il importe d'insister sur ce fait : les différents recours à la sélection naturelle n'impliquent en rien une récusation du schème causale mécaniste de l'éthologie classique (figure 8 B.). Bien au contraire, la méthode éthologique demeure l'un des outils principaux à l'aide desquels la valeur des hypothèses de l'écologie comportementale peut être éprouvée de façon empirique.

Puisque les éthologues concevaient explicitement le comportement animal comme un produit de l'évolution, comme en témoigne notamment leur intérêt pour la dimension taxonomique des séquences d'actions, il serait inexact de leur attribuer une conception strictement mécaniste, alors que celle des écologues serait évolutionniste. Les deux groupes de scientifiques endossent le rôle de l'évolution par la sélection naturelle dans les formes qu'ils observent. Néanmoins, le point de départ de leurs investigations diffère

sensiblement. Pour les éthologues, il s'agissait de comprendre comment, et selon quels déterminants immédiats, un comportement intervient dans l'existence de l'organisme. Pour les écologues, ces interrogations sont conditionnées par des interrogations de type évolutionniste (concernant l'évolution de phénomènes comportementaux de portée générale) et adaptationniste (concernant des phénomènes ponctuels ou locaux d'adaptation). Une façon forte d'exprimer en quoi, selon le schème causal, peut être distingué l'objet d'étude de chacune des disciplines serait de produire deux formules dans lesquelles les dimensions mécaniste et évolutive seraient ordonnées. Ainsi, pour l'éthologie, le comportement animal consiste en l'expression mécaniste de processus évolutifs, attestés principalement par l'inscription taxonomique des caractères. Pour l'écologie comportementale, le comportement est non seulement l'expression mécaniste de processus évolutifs, attestés par les reconstructions phylogénétiques, mais, aussi, l'expression évolutive de processus mécaniques, telle que l'illustrent le caractère optimisant de la sélection naturelle et la description des phénomènes d'évolution actuels ou seulement possibles en théorie. Les biologies fonctionnelle/mécaniste et évolutionniste sont à ce point intriquées dans la pratique contemporaine.

Le troisième et dernier grand clivage qui marque une différence dans la conception du comportement animal de chaque discipline intègre à la fois des éléments métaphysiques et épistémologiques. Il concerne la nature et les types d'unités du comportement qui sont représentés en conséquence des travaux des deux groupes d'investigateurs. Dans la section qui précède, nous avons vu que les éthologues se sont intéressés au comportement en tant qu'il constitue l'expression de certaines caractéristiques spécifiques. Pour eux, il s'agissait de faire abstraction des variations individuelles et de montrer que le comportement, au même titre que la morphologie, est un attribut propre à l'essence de chaque espèce. La variabilité était admise mais, dans la mesure où elle témoigne de la contingence intervenant dans les différentes trajectoires de vie, elle n'était pas jugée pertinente pour l'étude du comportement. En d'autres mots, les variations pouvaient être négligées parce qu'elles ne servaient pas la compréhension générale du comportement à laquelle était dédiée la discipline. Cela est évident dans les investigations à visée taxonomique. Puisqu'il s'agissait d'établir des relations entre espèces proches, aussi

bien d'un point de vue phylogénétique que d'un point de vue écologique, les seules unités de comportement retenues étaient celles pouvant être comparées. Ces unités étaient choisies sur la base de leur stabilité au sein d'une espèce, et de la similarité de leur forme chez les espèces proches. Comme les unités impliquées dans l'approche comparative demeuraient très simples –il s'agissait pour l'essentiel des coordinations héréditaires–, les variations négligées par la démarche étaient légitimes parce que peu pertinentes en regard de l'objectif poursuivi.

Néanmoins, et cela s'avère plus lourd de conséquences, les variations et les formes alternatives du comportement étaient aussi systématiquement écartées de l'étude des unités de comportement plus complexes. Il aurait difficilement pu en être autrement, étant donnée la base inductive de la méthode éthologique. En effet, puisqu'elle consistait à décrire les mécanismes causaux auxquels participent des unités particulières de comportement (aussi bien les mécanismes de leur déclenchement que les activités biologiques dans lesquelles elles interviennent), la méthode se prêtait à l'investigation des régularités les plus évidentes. Pour les éthologues, il importait que les mécanismes décrits soient valables pour l'ensemble de l'espèce, et non pas seulement pour les seuls individus effectivement observés. Aussi, dans la mesure où le comportement était étudié dans les conditions les plus naturelles possibles, les inductions effectuées n'en acquéraient que davantage de force. D'une façon générale, il en allait du caractère scientifique de la discipline de voir au-delà de la variabilité apparente des phénomènes.

A l'inverse, la démarche hypothético-déductive qui s'est progressivement mise en place dans l'étude du comportement a contribué au développement de l'intérêt pour les différences voilées. L'écologie comportementale, avec la neurophysiologie, représente l'un des points culminants de cette démarche. Le comportement animal n'est plus strictement envisagé comme l'expression de l'essence de l'espèce, et décliné selon un emboîtement d'unités de plus en plus simples. Bien sûr, cette conception subsiste puisqu'elle traduit la démarche réductionniste qui prévaut actuellement dans la plupart des sciences biologiques. Néanmoins, elle est accompagnée par un ensemble de démarches complémentaires qui multiplient les types d'unités utilisés dans l'investigation du comportement et, ce qui est

fondamental pour notre analyse, qui permettent d'apprécier des éléments sous-jacents de variabilité. Ainsi, les unités du comportement qui se dégagent des différentes approches présentées à la section 4.8 ne sont que partiellement compatibles entre elles. Par exemple, il apparaît difficile d'établir les termes d'une correspondance entre la distribution spatiale d'une mouche, telle que l'approche structurale permet de la concevoir, et l'attrance du rat parasité pour l'odeur de l'urine de chat, comme le représente l'approche adaptationniste. La difficulté à mener cette comparaison n'est visiblement pas qu'une question de décalage entre des représentations de niveau populationnel et individuel. En fait, les types distincts d'approche permettent d'envisager des aspects complémentaires de ce qui est désigné par la notion générique de comportement animal. Le chapitre suivant sera spécifiquement dédié à ce problème.

Avant de nous intéresser à cette question, il nous reste encore à circonscrire ce que désigne la notion de comportement animal en écologie comportementale. En plus des trois éléments qui viennent d'être évoqués pour distinguer cette notion de celle en usage dans l'éthologie classique, un quatrième aspect, de portée anhistorique doit être explicitement mentionné. Il s'agit du fait que le comportement animal est d'abord et avant tout un phénomène qui réfère à du mouvement, à quelque chose que l'organisme fait ou ne fait pas. Ainsi, nous proposons de définir la notion de comportement animal, telle qu'elle apparaît dans la pratique actuelle de l'écologie comportementale, par la formule suivante : un comportement animal est l'expression, attestée par un ensemble de mouvements, des relations d'un organisme avec l'environnement physique et social auquel il appartient ; cet ensemble de mouvements, aussi bien que les relations auxquelles il participe, sont des résultats de processus évolutifs –ce qui n'implique pas qu'ils aient été directement sélectionnés– ; en tant qu'il s'agit d'un phénomène empirique, l'ensemble de mouvements et les relations auxquelles il participe peuvent être ordonnés en regard de principes a priori (organisationnels, fonctionnels, mécanistes, téléologiques, etc.) ayant une valeur heuristique.

Chapitre VII

L'écologie comportementale

7.1 Introduction

L'écologie comportementale est une discipline aux pratiques nombreuses et hétérogènes, cela est acquis, mais ces pratiques n'en demeurent pas moins rassemblées autour d'une conception précise de ce qu'est le comportement animal. La seule façon d'identifier l'origine de cette cohérence était de mettre en relief les pratiques de l'écologie comportementale et de l'une de ses disciplines constitutives, l'éthologie. Certes, la définition de la notion de comportement animal que nous venons d'établir demeure sommaire et schématique. Elle n'apporte pas de critère qui permette de distinguer les comportements des autres aspects du phénotype. Néanmoins, elle sert à identifier les principales caractéristiques de ce qu'étudie l'écologie comportementale. C'était là le principal objectif de notre épistémologie historique et, plus précisément, de la comparaison de deux disciplines non contemporaines l'une de l'autre.

Pour achever cette réflexion, il importe maintenant de nous lancer dans ce que nous avons différé de faire au départ : examiner la notion de comportement dans l'ensemble de la pratique contemporaine de l'écologie comportementale. Tout au long des chapitres qui précèdent, nous avons mis en place les outils nécessaires à cette tâche difficile. Les modes d'investigation nous ont servi dans l'analyse de cas d'étude qui, eux-mêmes, nous ont par la suite fourni le matériau nécessaire pour dégager, par contraste, les

éléments épistémologiques fondamentaux de la pratique écologique. A ce stade, l'outil qui dirigera la suite de notre travail est la classification des différentes approches que nous avons développée au Chapitre 4. Celle-ci nous permettra de procéder de façon systématique et synthétique. A terme, ce qui est en jeu dans ce dernier chapitre, n'est pas seulement d'enrichir la notion de comportement animal que nous avons ébauchée plus haut, ou de mesurer les conséquences de cette notion sur des questions philosophiques particulières, mais bien de démontrer la pertinence épistémologique de la méthode originale que nous avons mise en œuvre.

7.2 L'approche phénotypique mécaniste

Cette première approche, que nous avons explicitement associée à l'éthologie classique –la désignant même par l'expression « méthode éthologique »–, demeure fondamentale dans l'investigation du comportement. En fait, nous pourrions même considérer sa présence dans une démarche comme un critère minimal de scientificité. Sans approche mécaniste, c'est-à-dire sans le travail qui permet de s'assurer du caractère causal d'une relation présumée telle, la description du phénomène d'intérêt ne relève que du simple constat contingent, de l'anecdote. La possibilité de décrire un ensemble de phénomènes, un système, en termes de successions de causes et d'effets n'est pas suffisante pour attester de l'objectivité de l'observation. Il faut encore être en mesure d'établir si la cooccurrence de deux phénomènes n'est que le résultat d'enchaînements causaux à l'intérieur du système plus complexe auquel ils appartiennent (une corrélation), ou si la présence d'un phénomène entraîne directement celle de l'autre (une cause). Nous l'avons vu : l'investigation des mécanismes causaux fut l'apport critique de l'éthologie classique à la biologie du comportement.

L'intérêt pour les relations causales dans lesquelles est impliqué un organisme constitue la base de l'étude du comportement. Dans la pratique contemporaine, la capacité à démontrer le caractère causal d'une relation établit à la fois les points de départ et d'arrivée de la démarche d'investigation. Le rapport de la méthode éthologique à l'écologie comportementale permet d'éclairer ce point. D'abord, toute étude du comportement

s'amorce avec l'observation des interactions auxquelles participe l'organisme. En tant qu'il se déplace dans un espace, qu'il possède des besoins physiologiques, qu'il se positionne dans un réseau trophique, etc., cet organisme entretient des rapports individuels et immédiats avec des éléments de son environnement. L'approche phénotypique mécaniste consiste précisément à cerner les modalités de ces rapports afin d'avancer dans la compréhension de leurs déterminants, des relations causales impliquées et, de manière générale, des mécanismes auxquels l'organisme participe⁴⁷⁸.

Mais une conception strictement mécaniste atteint rapidement ses limites dans les sciences biologiques, et a fortiori, dans l'investigation du comportement. A plusieurs égards, ces limites sont celles de l'appareil perceptuel humain⁴⁷⁹. Nous ne pouvons tout simplement pas apprécier, sans aide technique et/ou conceptuelle, des phénomènes de taille trop petite ou trop grande, ou d'un degré de complexité trop élevé (intriqués dans un trop grand nombre de relations). Ainsi, en regard des phénomènes qui échappent en partie à notre préhension, l'approche mécaniste ne peut, à elle seule, permettre le travail scientifique. De plus, et cela est évident dans l'investigation des corrélations, l'identification de relations particulières dans un système de phénomènes invite de façon inéluctable à l'identification et au déchiffrement de relations sous-jacentes. Dans le contexte scientifique contemporain, où la connaissance de tout phénomène soulève des questions à propos de ses déterminations internes et profondes, il y a toujours un en-deçà et un au-delà à explorer. L'approche phénotypique mécaniste se trouve dépassée lorsqu'il n'est plus possible d'attester du caractère causal d'une relation observée. C'est à ce moment que le recours à d'autres approches s'avère indispensable.

⁴⁷⁸ Dans ce qui suit, nous continuons à utiliser la notion de mécanisme développée par Machamer, P., Darden, L. et Craver, C. F., 2000 (p. 3), et introduite note 167, page 183. Succinctement, un mécanisme est un ensemble d'entités et d'activités organisées de façon à produire des changements réguliers depuis des conditions de départ jusqu'à des conditions de fin.

⁴⁷⁹ Humphreys, P., 2004, pp. 3-6, présente trois catégories de facilitations (*enhancement*) que nous procurent les outils techniques, et qui permettent « d'élargir la portée de nos capacités humaines » : l'extrapolation (outils qui améliorent une modalité sensorielle –le télescope), la conversion (outils qui transforment les phénomènes accessibles par une modalité sensorielle en une autre –un sonar) et l'augmentation (outils qui permettent de détecter des phénomènes autrement inaccessibles –un accélérateur de particules).

Néanmoins, et c'est en ce sens qu'elle se présente aussi comme le point d'arrivée d'une démarche d'investigation, la conception mécaniste s'inscrit toujours, du moins potentiellement, dans le prolongement des autres types d'approche phénotypique. En effet, quand il a été établi qu'un système de phénomènes est structuré de telle façon, et que certains des éléments qu'il contient participent de corrélations, l'explication élaborée ne peut être que partielle et transitoire. Des relations causales plus fondamentales restent à élucider. D'une façon générale, l'approche mécaniste s'avère nécessaire pour vérifier la pertinence d'une hypothèse de départ et, le cas échéant, pour comprendre en quoi la représentation issue d'un modèle dévie de ce que nous observons dans la nature. C'est en procédant à l'examen de certains mécanismes causaux, jusque-là ignorés ou négligés par la démarche, qu'il est éventuellement possible de raffiner le modèle de départ. En d'autres mots, l'usage d'une approche de type structural, comme c'est le cas dans le travail de Parker, ouvre la voie à certaines questions concernant les mécanismes impliqués. Bien que ces questions aient pu ne pas être évidentes au départ, elles n'en contribuent pas moins à faire avancer l'investigation. De la même façon, l'approche phénotypique adaptationniste contribue aussi à identifier des relations causales qui prennent place dans le système de phénomènes. Comme l'illustre le travail de Tinbergen sur la mouette rieuse, le fait de supposer que l'enlèvement des fragments de coquilles contribue à l'aptitude phénotypique –que le processus n'est pas sans raison d'un point de vue évolutif–, invite à considérer les stimuli qui déclenchent le comportement, et l'efficacité de la prédation en présence ou en l'absence de fragments. Ces deux relations, associées dans le modèle verbal élaboré par Tinbergen, sont appréhendées à l'aide d'approches mécanistes indépendantes.

Il apparaît immédiatement que la définition de la notion de comportement animal que nous avons énoncée plus haut est sous-déterminée par l'approche phénotypique mécaniste. Il pourrait difficilement en être autrement puisque, par définition, cette approche n'est vouée qu'à identifier les relations causales qui associent des traits de l'organisme à certaines composantes de son milieu. Ainsi, la mouette rieuse retire des fragments de coquille parce que ces fragments font partie de ces objets qui initient un tel comportement chez cette espèce. Avoir recours à une hypothèse évolutionniste pour interpréter cette relation causale simple, c'est déjà s'engager dans un autre type d'approche. Il importe que

nous tirions la principale conséquence logique qui découle de cette constatation. En effet, puisque notre notion de comportement animal comporte une dimension évolutionniste, il semble que les phénomènes expliqués à l'aide de la seule approche mécaniste ne puissent pas être considérés comme des comportements animaux. Du moins, il ne s'agit pas de comportements selon les termes de la pratique contemporaine de l'écologie comportementale telle que nous l'avons circonscrite. Précisons notre pensée afin de désamorcer la charge polémique de cette observation. D'abord, l'adjonction d'une composante évolutionniste au phénomène –soit son inscription dans une histoire évolutive, soit sa participation à l'aptitude phénotypique– lui apporte une forme d'unité, de cohérence, absente de la seule description des mécanismes indépendants. Les assemblages de mécanismes obtiennent, certes, une importante cohérence du fait de l'organicité des formes vivantes dans lesquelles ils sont instanciés, mais seule la perspective évolutionniste peut inscrire ces assemblages dans une compréhension objective de la diversité et de la variabilité des organismes. En fait, la perspective évolutionniste, et ce dans toute la biologie, concatène nécessairement plusieurs relations causales distinctes dans sa définition des phénomènes. L'investigation qui permet d'imputer une valeur de survie au comportement d'enlèvement des fragments de coquille en constitue un exemple très simple. Dans la démarche de Tinbergen, c'est l'étude de deux mécanismes disjoints qui permet d'attester de la valeur de survie : le mécanisme de détection et d'enlèvement des fragments, et le mécanisme de détection des fragments et de prédation des œufs. C'est le jeu de ces deux mécanismes qui permet de décrire un comportement de la mouette rieuse.

Mais ne semble-t-il pas légitime de considérer ces deux mécanismes comme des comportements à part entière ? Et s'il ne s'agit pas de comportements, au sens de la définition à laquelle nous nous rapportons (c'est-à-dire le comportement en tant que résultat de l'évolution), de quoi s'agit-il ? En fait, puisque les deux « mécanismes » semblent différents, une réponse en deux temps est de mise. La seule façon d'expliquer la détection et l'enlèvement des fragments, tout en nous refusant d'avoir recours à l'évolution (ou à une autre forme de directionnalité), est de considérer ce phénomène comme l'expression d'une organisation sous-jacente, constituée de mécanismes intégrés. Cette réponse apparaît facile et peu satisfaisante mais, à la lumière du deuxième mécanisme, elle pourra par la suite être

éclairée. En effet, il semble que la détection des fragments par les prédateurs, et l'éventuelle prédation qui s'ensuit, invitent à une explication différente, tout en n'étant pas de nature évolutive. Déjà, le fait que le mécanisme en question ne soit pas spécifique, qu'il concerne deux espèces de prédateurs dans l'investigation de Tinbergen, indique qu'il est plus abstrait. A tout le moins, il ne semble pas pouvoir être complètement explicité par une structure univoque de mécanismes de niveaux inférieurs. Il apparaît même absurde de considérer que la détection et la prédation, par la corneille noire et le goéland argenté, représentent des expressions distinctes d'une structure de déterminations identiques ou, pour le formuler de façon plus nuancée, qu'il s'agit d'expressions distinctes de réponses ontogénétiques et environnementales identiques.

Le « mécanisme » dont il est ici question se déroule donc sur un plan plus abstrait que celui impliqué par la détection et l'enlèvement des fragments de coquille par la mouette rieuse. Pour l'expliquer, toujours en des termes non évolutionnistes (puisque nous assumons que ce mécanisme ne peut pas se qualifier comme comportement animal selon la définition de la notion que nous prêtons à l'écologie comportementale), il faut avoir recours à un stratagème qui permette de saisir un ensemble de relations causales sous-jacent et qui soit non spécifique. En d'autres mots, il importe de mettre le doigt sur une unité pouvant être à la fois décomposée en mécanismes biologiques subalternes, et présente à l'identique chez des individus d'espèces différentes. Cette unité, plusieurs auteurs l'ont désignée par l'expression « fonction comme rôle biologique »⁴⁸⁰. Elle correspond en fait à une abstraction de ce que nous avons identifié, à l'aide du schème causal de l'étude du comportement (figure 8), comme étant l'effet particulier d'une séquence de mouvements, une activité. Succinctement, il s'agit de considérer la fonction en tant qu'item ou activité qui participe à l'activité complexe ou à la capacité de l'organisme⁴⁸¹. Dans le cas du mécanisme qui nous intéresse, cela signifie simplement que la détection de proies potentielles et leur consommation, la prédation, est une fonction commune aux deux espèces d'oiseaux. Chez la corneille aussi bien que chez le goéland, la fonction de

⁴⁸⁰ Notamment Cummins, R., 1975, et Wouters, A. G., 2003. Pour un contraste de cette notion de fonction avec d'autres notions, complémentaires ou concurrentes, voir la note 346, page 210.

⁴⁸¹ Wouters, A. G., 2003, p. 635.

prédation sert simplement à l'alimentation des individus. La prédation de chaque espèce peut impliquer des perceptions et des mouvements très différents, eux-mêmes déterminés par des mécanismes sous-jacents distincts, mais, en tant qu'elle sert une fonction dans l'économie de l'organisme, elle peut être décrite en des termes communs. Dans l'investigation de Tinbergen, l'un de ces termes communs est le type de proie concerné.

Les fonctions comme rôles biologiques servent donc un double emploi dans la compréhension des phénomènes biologiques complexes. D'une part, elles permettent de désigner de façon concise des emboîtements de mécanismes dont les composantes spécifiques n'ont probablement pas toutes été élucidées. D'autre part, elles identifient des unités qui, sans être des comportements au sens évolutif du terme, n'en demeurent pas moins indispensables pour la connaissance des organismes et, a fortiori, pour l'investigation de leurs comportements. La valeur heuristique de ce type de fonction ne doit donc pas être appréciée dans le seul cadre de l'approche phénotypique mécaniste. En renvoyant à une structure mécanistique restreinte, non spécifique et pouvant n'être que partiellement décrite, et en tirant sa cohérence d'une participation à la totalité organique de l'entité biologique, la fonction comme rôle biologique est fondamentale pour les autres types d'approches exploitées en écologie comportementale.

Avant de nous pencher sur celles-ci, il importe de nous attarder encore sur les deux « mécanismes » constitutifs du comportement d'enlèvement des fragments de coquille. Deux questions doivent encore être traitées. D'abord, pouvons-nous assimiler le mécanisme de détection et d'enlèvement des fragments par la mouette rieuse à une fonction comme rôle biologique ? Moyennant certaines précautions, il semble que cela soit effectivement possible. Les deux actions, la détection et l'enlèvement des fragments, peuvent être associées à l'une des capacités de l'organisme : la reproduction. En effet, au même titre que les soins parentaux, l'enlèvement des fragments participe à la capacité de l'organisme à se reproduire. Cependant, il importe de bien circonscrire les limites de cette affirmation : une fonction comme rôle biologique ne doit pas exprimer de caractère téléologique, sous peine d'une confusion des registres mécaniste et évolutif. Pour éviter cette erreur, il est donc critique de distinguer *le fait* que la mouette détecte et retire les

fragments de coquille, de *l'explication partielle* qui consiste à affirmer que cette action contribue à la survie de la progéniture⁴⁸².

Ensuite, la seconde question à laquelle il nous faut répondre concerne le mécanisme de détection et de prédation des œufs. Bien que, dans le cadre de notre argument, nous ayons considéré la prédation des œufs comme un rôle biologique, n'est-il pas concevable qu'il s'agisse aussi d'un comportement, au sens strict de notre définition ? La réponse dépend de la grille de lecture adoptée. Dans le contexte strict de l'exemple de Tinbergen, il n'est pas possible de considérer les actes de prédation des œufs par la corneille noire ou par le goéland argenté comme des comportements. Le repérage et l'attaque de proies potentielles n'ont pas évolué en fonction de la présence d'œufs de la mouette rieuse, cela paraît évident. Il ne peut donc être question d'un « comportement de repérage et d'attaque des œufs de mouette rieuse ». Non plus qu'il ne peut être question, d'ailleurs, d'une « fonction (comme rôle biologique) de repérage et d'attaque des œufs de la mouette rieuse ». Puisque la fonction est celle de la prédation –impliquant une diversité de proies–, le comportement dont il peut éventuellement être question doit nécessairement être défini dans le contexte plus large de la prédation, de façon à être apprécié selon une perspective évolutionniste adéquate.

7.3 L'approche phénotypique adaptationniste

L'approche phénotypique adaptationniste permet de pallier à une limite importante de l'approche strictement mécaniste. En effet, en plaçant l'étude des mécanismes causaux dans un cadre évolutionniste, cette nouvelle approche rend légitime une part des considérations téléologiques qui sont toujours plus ou moins étroitement associées au comportement animal. Elle ne s'applique évidemment pas à toutes les séquences d'actions (ou fonctions comme rôles biologiques) qui paraissent être orientées et/ou dirigées vers quelque fin. Ainsi, l'approche adaptationniste ne touche aucunement aux

⁴⁸² L'explication complète consisterait à mentionner que l'enlèvement des fragments de coquille contribue à la survie de la progéniture en diminuant le risque de prédation.

questions d'intentionnalité et de subjectivité animale, et de leur influence dans l'exécution de séquences d'actions par l'organisme. Elle ne concerne que les phénomènes dont l'apparent caractère dirigé est assimilé à un résultat de l'évolution par la sélection naturelle. Par exemple, l'approche permet de faire l'hypothèse que l'enlèvement des fragments de coquille diminue le risque de prédation des œufs et des juvéniles ou, selon une formule plus explicitement téléologique, que la mouette rieuse enlève les fragments de coquille du nid pour augmenter les chances de survie de sa progéniture. Quelle que soit la formulation utilisée, la séquence d'actions est telle parce qu'elle est issue de l'évolution par sélection naturelle.

Afin de bien apprécier ce que l'approche phénotypique adaptationniste implique pour la notion de comportement animal, il ne suffit pas de mentionner qu'elle est vouée à l'étude de phénomènes résultant de l'évolution par sélection naturelle. Il importe au contraire de nous attarder à la démarche, en trois grandes étapes, qu'elle met en œuvre. D'abord, à l'origine de l'investigation, il y a l'observation d'un phénomène d'intérêt et l'hypothèse que ce phénomène est issu d'au moins un processus de sélection. Puisqu'il apparaît difficile de formuler une hypothèse adaptationniste au sujet d'un phénomène qui n'est pas intégré à au moins une capacité de l'organisme, il semble inévitable que le caractère retenu par l'investigateur possède une fonction comme rôle biologique. Ensuite, après avoir posé l'hypothèse du caractère adaptatif de la séquence observée, l'investigateur doit tenter d'établir quels aspects de celle-ci peuvent avoir été sélectionnés. Pour ce faire, il décortique la séquence d'actions en mécanismes causaux plus simples, et identifie leurs principaux déterminants. Bien sûr, il ne s'agit pas de subdiviser arbitrairement, et jusque dans ses mécanismes les plus fins, le phénomène d'intérêt. La démarche s'avèrerait par trop fastidieuse et inutile dans bien des cas. Dans l'approche adaptationniste, ce qui importe est surtout de considérer les mécanismes qui interviennent plus ou moins directement dans les interactions de l'organisme avec l'environnement. Il y a donc, pour ainsi dire, un niveau plancher en-dessous duquel les mécanismes causaux deviennent non seulement de plus en plus difficiles à relier à la séquence d'actions d'intérêt mais, encore, à utiliser pour tester une hypothèse relative à son caractère adaptatif. En dernier lieu, une fois identifiés les mécanismes pertinents de la séquence, l'investigateur formule des hypothèses concernant

certaines de leurs déterminants. Il s'agit d'établir comment ces déterminants auraient pu varier de sorte que le ou les mécanismes dans lesquels ils interviennent soient modifiés, et éventuellement sélectionnés. C'est en expérimentant sur des formes alternatives de ces déterminants, en utilisant des hypothèses contrefactuelles, qu'il est possible d'éprouver l'hypothèse du caractère adaptatif d'une séquence d'actions. Plus précisément, c'est l'étroite association établie entre la manipulation expérimentale de certains déterminants et des modifications de la valeur de survie (ou du succès reproducteur) de l'organisme, qui permet de vérifier l'hypothèse adaptationniste concernant le comportement d'intérêt. Un retour sur les deux cas d'étude exploitant l'approche adaptationniste permet d'illustrer la démarche quelque peu abstraite que nous venons de décrire.

Au départ de l'investigation de Tinbergen, il y a l'observation que la mouette rieuse retire les fragments de coquille de son nid. L'hypothèse de l'éthologue est que l'enlèvement des fragments diminue le taux de prédation des œufs et des poussins. Pour la vérifier, il teste d'abord l'idée que les œufs les plus apparents sont effectivement sujets à une plus grande prédation. Ensuite, et puisque l'objectif de la démarche est de montrer que l'enlèvement des fragments est un mécanisme strictement dédié à augmenter le taux de survie de la progéniture, Tinbergen décompose la séquence d'actions de la mouette rieuse en deux mécanismes principaux : la détection et l'enlèvement des fragments. Néanmoins, dans la mesure où le mécanisme d'enlèvement serait le même quel que soit l'item enlevé – l'oiseau saisit l'objet dans son bec et le dépose plus ou moins loin de son nid –, c'est du côté de la détection des objets à retirer que l'éthologue entreprend de confirmer le caractère adaptatif de toute la séquence. Il identifie plusieurs facteurs qui déterminent cette détection et l'enlèvement qui s'ensuit : la couleur et la forme de l'objet présent dans le nid, la distance qui le sépare du centre du nid et, sur un plan temporel, la proximité de la date de ponte du premier œuf. La compréhension des mécanismes à travers lesquels chacun de ces facteurs est détecté et évalué n'est pas pertinente pour l'investigation. Ce qui compte pour l'éthologue, c'est de démontrer qu'un objet, d'une certaine couleur et d'une certaine forme, situé à une certaine distance du centre du nid, et présent à un stade précis du cycle de reproduction, a plus de chance d'être enlevé qu'un objet ne répondant pas à ces critères. Parce que le risque de prédation des œufs et des juvéniles est avéré, et parce que les

fragments de coquille de la mouette rieuse affichent les caractéristiques des objets qui initient l'enlèvement, Tinbergen peut inférer que la séquence d'actions des adultes est un trait adaptatif chez cette espèce.

L'investigation de la manipulation parasitaire par Berdoy repose sur le même type de raisonnement. Comme pour l'exemple précédent, la démonstration du caractère adaptatif de la manipulation se déroule sur deux plans complémentaires, chacun contribuant à mettre en évidence une facette du phénomène. Pour l'investigateur, il s'agit de montrer que non seulement le parasite altère le comportement de son hôte intermédiaire de façon déterminée mais, encore, que cette altération est favorable à l'aptitude phénotypique du parasite. La première étape consiste donc à mettre en évidence un mécanisme qui permettrait d'attester que l'altération du comportement de l'hôte n'est pas un effet pathologique secondaire de la présence du parasite⁴⁸³. En effet, il est possible que l'infestation augmente les dépenses énergétiques et/ou perturbe certains systèmes biologiques de l'hôte, entraînant des modifications du comportement, sans pour autant que ces perturbations ne contribuent spécifiquement à la plus grande transmission du parasite. Deux perspectives peuvent être envisagées afin d'établir le mécanisme présumé de la manipulation. D'une part, l'investigateur peut procéder à la décomposition de la manipulation en mécanismes causaux plus simples pour identifier les principaux déterminants du phénomène. Par exemple, s'il met en évidence des produits d'excrétion ou de sécrétion du parasite, il peut entreprendre l'étude de leurs effets sur les systèmes nerveux ou immunitaire⁴⁸⁴. Cette perspective, parce qu'elle repose sur l'élucidation de mécanismes moléculaires, présente l'inconvénient d'être complexe : il est difficile de reconstruire les relations qui unissent une réaction chimique particulière (l'inhibition d'un récepteur par exemple) à une modification du comportement. D'autre part, l'investigateur peut aussi attester du caractère dirigé de la manipulation en s'intéressant plus directement aux modifications du comportement de l'hôte intermédiaire. Il s'agit alors de procéder à une décomposition du comportement afin de cerner l'aspect dont l'altération favorise hypothétiquement la transmission du parasite. Berdoy opte pour cette seconde stratégie.

⁴⁸³ Poulin, R., 1995, p. 1375.

⁴⁸⁴ Thomas, F., Adamo, S. et Moore, J., 2005, pp. 189-191.

Dans les deux cas, il s'agit d'instancier l'hypothèse adaptationniste de la manipulation en termes de mécanismes pouvant être éprouvés de façon empirique. C'est dans une deuxième étape, à travers l'investigation d'un second mécanisme, qu'il est possible de confirmer le caractère adaptatif du phénomène. En effet, il n'est pas suffisant de montrer que le parasite augmente les chances de rencontres du rat avec son hôte définitif. Il faut encore établir, pour compléter la démonstration, que l'altération du comportement de l'hôte intermédiaire se traduit effectivement par une augmentation de la transmission du parasite, dans ce cas-ci, par une prédation accrue des rats parasités.

Ces deux exemples illustrent bien à quoi s'applique l'approche phénotypique adaptationniste : comprendre les phénomènes comportementaux comme des résultats de l'évolution par la sélection naturelle. D'une manière générale la démarche d'investigation procède du haut vers le bas. L'hypothèse du caractère adaptatif d'un phénomène ne peut être étayée qu'en étudiant les séquences d'actions, ou les mécanismes, qui le constituent. Néanmoins, la description ou l'explication de ces séquences d'actions n'est pas suffisante en elle-même pour démontrer le résultat de la sélection naturelle. Il faut encore que soit mise à l'épreuve au moins une hypothèse contrefactuelle qui établisse la supériorité du résultat sélectionné par rapport à un résultat alternatif, plausible et hypothétiquement inférieur pour l'aptitude phénotypique de l'organisme. Il semble que le caractère adaptatif d'un comportement doive idéalement être corroboré par référence à au moins deux telles hypothèses. La première établit le caractère téléologique de l'adaptation, et vise à confirmer que le comportement est structuré de façon à répondre, même indirectement, à un problème (en termes de reproduction ou de survie) de l'organisme. La seconde hypothèse contrefactuelle a pour objectif d'attester de la réponse positive à ce problème ou, de façon plus rigoureuse, de la contribution à l'aptitude phénotypique du trait retenu par la sélection.

Les hypothèses contrefactuelles constituent des outils permettant de sonder un mécanisme causal intervenant dans le phénomène observé. En opérant certaines substitutions parmi les entités qui participent à un mécanisme, le biologiste génère une variation artificielle qui a pour fonction de reproduire la variabilité sur laquelle la sélection naturelle a pu, éventuellement, opérer. Le fait qu'un mécanisme soit effectif –c'est-à-dire

qu'il y ait un ensemble d'entités et d'activités qui puisse être décrit en termes de conditions initiales et de conditions finales— en présence de certaines entités particulières, et inefficace en leur absence, est le raisonnement essentiel à partir duquel il est possible de formuler des inférences à caractère téléologique. Par exemple, c'est parce que, chez la mouette rieuse, l'enlèvement se déclenche plus souvent en présence d'objets de couleur kaki ou blanche (la couleur de l'extérieur et de l'intérieur de l'œuf, respectivement), qu'il est possible d'inférer que la séquence d'actions a pu être sélectionnée pour l'enlèvement des fragments de coquille. Corrélativement, pour attester du caractère adaptatif d'un mécanisme d'intérêt, l'investigateur doit considérer l'impact de la présence et de l'absence de ce dernier sur l'aptitude phénotypique de l'organisme. Cette fois-ci, la variation introduite à l'aide de l'hypothèse contrefactuelle vise à établir que le mécanisme a effectivement été sélectionné. Ainsi, dans la mesure où le mécanisme montre une certaine orientation (à travers les entités qui le composent), et que sa présence contribue à augmenter l'aptitude phénotypique de l'organisme, il semble bien être le résultat d'un processus d'évolution par la sélection naturelle. De façon générale, plus l'hypothèse contrefactuelle est fine, c'est-à-dire plus elle concerne un aspect subtil d'un phénomène comportemental complexe, et plus les mécanismes impliqués sont spécifiques et fondamentaux. L'approche adaptationniste ne progresse donc pas seulement en investissant des phénomènes inédits. L'usage toujours plus sophistiqué de l'expérimentation la fait discursivement progresser en direction des mécanismes physiologiques et génétiques à la base de l'organisation du comportement.

Parce qu'elle repose explicitement sur son pendant mécaniste, l'approche phénotypique adaptationniste présente une démarche partiellement réductionniste de l'organisation du comportement animal. Peu importe le niveau hiérarchique du phénomène particulier étudié —l'écologue s'intéresse aussi bien à des ensembles de comportements qu'à des séquences d'actions simples—, l'investigation procède par degrés, depuis l'observation de certaines interactions de l'organisme avec son environnement, jusqu'au niveau des mécanismes utilisés dans la formulation d'hypothèses contrefactuelles. A ce titre, il n'est pas exclu qu'il soit un jour possible de décrire l'emboîtement de mécanismes qui associent, par exemple, l'exécution d'une séquence d'actions particulière à un pattern d'expression de gènes particulier, et d'apprécier le caractère adaptatif de ce pattern. Même si ce type de

réalisation apparaît pour l'heure hors de portée, il demeure théoriquement possible avec l'approche phénotypique adaptationniste. Comme nous le verrons à la section 7.6, l'approche par réduction consiste justement à négliger une partie de cette cascade de mécanismes pour établir des corrélations entre mécanismes de niveaux distants.

En représentant le comportement animal comme un ensemble hautement intégré de mécanismes résultant de l'évolution par la sélection naturelle, l'approche adaptationniste n'apporte, à ce jour, aucun moyen univoque de déconstruire le comportement d'un organisme en unités distinctes et indépendantes. Etant donnée la complexité du comportement, il apparaît tout simplement impossible de fonder empiriquement une taxonomie de ce type de phénomènes chez une espèce, ou même chez un groupe d'espèces. Les mécanismes auxquels il est possible d'associer un caractère adaptatif sont trop nombreux, et surtout de degrés de généralité trop différents, pour pouvoir être ordonnés en un « éthogramme » évolutionniste *vrai*, c'est-à-dire autre que conventionnel et pragmatique. Cette constatation ne pose évidemment pas de problème dans la pratique de l'écologie comportementale. Pour progresser, la discipline n'a aucunement besoin de s'appuyer sur l'idée d'une description complète et univoque des comportements d'un organisme. Tout ce qui importe aux écologues est de pouvoir déconstruire analytiquement ce que l'organisme exécute, peu importe le type d'unité qui se dégage de l'investigation, ou le fait que ces unités se chevauchent dans des investigations différentes de la même espèce, ou encore que ces unités doivent être énergiquement idéalisées afin de pouvoir être comparables.

Néanmoins, l'impossibilité d'identifier précisément une unité comportementale de référence, transposable sur une base strictement empirique, implique une conséquence philosophique importante : il n'est pas possible d'élaborer une explication scientifique à l'aide de la notion de comportement animal. Par exemple, en évoquant le comportement d'enlèvement des fragments de coquille, nous ne faisons qu'énoncer un ensemble complexe de mécanismes qui a été sélectionné dans le passé. En fait, par cette formulation nous décrivons un phénomène naturel de façon imprécise. Le terme comportement animal génère une description imprécise aussi bien d'un point de vue épistémologique, parce qu'il ne

renvoie à aucune notion univoque du comportement, que d'un point de vue épistémique, puisqu'il n'apporte aucun moyen de situer, dans le phénomène, le caractère évolutif pourtant impliqué par la notion de comportement animal. Ainsi, le fait de distinguer des comportements territoriaux, d'approvisionnement, de soins aux juvéniles et autres, chez une espèce, ne constitue qu'un moyen conventionnel et pratique de désigner des découpes que nous effectuons dans un phénomène complexe. Cela ne signifie pas que les découpes effectuées ne permettent pas de saisir des phénomènes réels, et encore moins qu'elles ne présentent aucune utilité pour la démarche scientifique⁴⁸⁵. Cela implique seulement qu'il faut renoncer à la notion de comportement comme catégorie permettant l'individuation des phénomènes. Quelle que soit la définition proposée d'une « unité comportementale », celle-ci demeure relative à la taxonomie adoptée dans l'investigation des interactions de l'animal avec son environnement.

Ce relativisme catégoriel –pour désigner la fluctuation des catégories utilisées par les scientifiques pour désigner des aspects de leur pratique– se retrouve encore à un niveau supérieur de la préhension phénoménale de son objet d'investigation par l'écologie comportementale. En effet, si nous considérons la définition de la notion de comportement animal dans son expression générale et spécifique, c'est-à-dire non pas comme la définition d'une unité d'interaction particulière de l'organisme individuel, mais comme l'ensemble des interactions auxquelles participent les individus de l'espèce, nous nous retrouvons face à de considérables difficultés. D'abord, cela implique de reformuler notre définition de la notion. Alors que nous avons défini *un* comportement animal de la façon suivante :

un comportement animal est l'expression, attestée par un ensemble de mouvements, des relations d'un organisme avec l'environnement physique et social auquel il appartient ; cet ensemble de mouvements, aussi bien que les relations auxquelles il participe, sont des résultats de processus évolutifs –ce qui n'implique pas qu'ils aient été directement sélectionnés– ; en tant qu'il s'agit d'un phénomène empirique, l'ensemble de mouvements et les relations auxquelles il participe peuvent être ordonnés en regard de principes a priori (organisationnels, fonctionnels, mécanistes, téléologiques, etc.) ayant une valeur heuristique.

⁴⁸⁵ Khalidi, M. A., 1993, pp. 112-113.

La définition peut être révisée pour considérer *le* comportement animal au sens général et spécifique :

le comportement animal est l'expression, attestée par des ensembles de mouvements, des relations d'un organisme avec l'environnement physique et social auquel il appartient ; le comportement, à travers la sélection opérant (directement et indirectement) aussi bien sur les ensembles de mouvements que sur les relations auxquelles ces ensembles participent, est le résultat de processus évolutifs ; en tant qu'il s'agit d'un phénomène empirique, le comportement ne peut être ordonné a priori en regard de principes ayant une valeur heuristique, sous peine d'entamer son unité de type.

Le passage d'une définition à l'autre semble avoir une portée plus large que la seule définition d'un objet d'investigation. En fait, en modifiant les propositions de notre définition *d'un* comportement, pour accommoder celle *du* comportement, nous avons dû opérer un important changement de registre. D'une définition de nature épistémologique, qui définit une unité comportementale relativement à la démarche utilisée pour son investigation, nous sommes passés à une définition ontologique, qui exprime ce qu'est l'attribut « comportement animal » d'une espèce et, ce faisant, qui interdit le recours aux principes d'individuation indispensables à son investigation. Car utiliser un tel principe – par exemple, le principe mécaniste à la base de l'approche phénotypique adaptationniste –, c'est déjà apporter une spécification à l'attribut « comportement animal » qui en change la définition, et qui laisse de côté les autres spécifications possibles. Il suffit de songer à l'usage d'un principe économique (l'optimisation par exemple) dans la conduite de certaines investigations. En d'autres mots, *le* comportement animal ne peut pas être considéré sous l'angle d'un principe particulier, parce cela reviendrait à admettre plusieurs spécifications possibles et, ainsi, plusieurs définitions de ce qu'est le comportement d'une espèce.

Nous laissons temporairement de côté ce problème de définition. Bien que celui-ci ne puisse être résolu à l'aide des outils que nous apporte l'approche phénotypique adaptationniste – c'est cette approche qui a permis de le révéler –, il est possible qu'une

autre approche puisse mettre à notre disposition des éléments de solution différents. Dans l'immédiat, il importe de nous attarder sur l'autre difficulté importante qui demeure associée à une notion générale et spécifique du comportement. Elle est aussi exprimée dans la définition, et concerne cette fois les limites même de la catégorie. Nous avons vu, en nous intéressant à l'approche adaptationniste, qu'il n'était pas possible de procéder à l'individuation univoque et rigoureuse des différents comportements d'un organisme. Cela tenait à l'analyse des comportements en termes de leurs mécanismes causaux particuliers. Or, il semble que, indépendamment de tout type de décomposition du comportement, il se pose la question de ce qui distingue cet attribut des autres attributs de l'espèce. Comment circonscrire ce qui relève du comportement par rapport aux autres caractéristiques des individus de l'espèce, leur apparence ou leurs fonctions physiologiques par exemple ? Notre définition stipule que le comportement est constitué de l'ensemble des mouvements de l'individu, ainsi que des interactions environnementales auxquelles participent ces mouvements. Mais, afin de circonscrire le comportement d'une espèce, n'est-il pas nécessaire de préciser les types de mouvements et d'interactions qui sont admissibles ? De façon caricaturale, ne désirons-nous pas que notre définition exclue les mouvements du diaphragme lors de la respiration, tout comme la « relation » d'échange gazeux entre l'environnement et le sang de l'organisme qui est associée ? Un exemple plus subtil permet d'illustrer cette difficulté. Sous l'action de certains muscles, le plumage des oiseaux peut se présenter dans différents états, et ainsi ajuster son pouvoir isolant en fonction des conditions environnementales⁴⁸⁶. En apparence, l'érection des plumes pourrait être écartée des considérations comportementales, et rangée sous la catégorie des traits physiologiques, comme l'érection des poils. Cependant, chez un grand nombre d'espèces, l'érection de certaines zones du plumage participe de fonctions secondaires importantes dans les interactions sociales. Ainsi, que l'érection de zones du plumage ne soit que l'une des composantes d'une parade sexuelle complexe, ou qu'il s'agisse d'un signal plus simple (destiné à intimider les intrus chez une espèce territoriale, ou à tromper un éventuel prédateur), il semble qu'elle ne puisse pas être complètement exclue de la description du comportement de l'espèce.

⁴⁸⁶ A titre d'exemple, Morris, D., 1956 (p. 79), identifie quatre états de base du plumage des oiseaux, associé à quatre degré d'isolation distincts.

Bien sûr, le fait de considérer l'intentionnalité qui sous-tend l'érection du plumage dans certaines circonstances –intentionnalité inférée à partir de la réaction observée et attendue d'un congénère ou d'un prédateur– peut permettre de départager les instances comportementales et les instances non comportementales. Après tout, l'exécution par l'animal d'une action qui entraîne une conséquence chez un congénère relève d'une forme de communication. De plus, l'éventuelle corrélation entre la réaction d'un congénère (réceptivité sexuelle par exemple) et l'action d'un organisme (l'érection des plumes) est une question susceptible d'être vérifiée empiriquement. Néanmoins, si le recours à l'intentionnalité permet une distinction efficace des éléments comportementaux et physiologiques dans le cas de l'érection des plumes, cette solution n'apparaît pas satisfaisante pour circonscrire l'ensemble du comportement d'une espèce. Il importe de s'attarder sur ce point. Ainsi, la seule façon objective d'inférer la présence d'une intention est d'observer une corrélation entre deux actions ou changements d'état différents. Par exemple, le fait qu'un organisme augmente sa charge pondérale en absorbant des vers permet d'inférer qu'il a manifesté une intention de se nourrir en s'envolant de sa branche pour atterrir dans la parcelle. L'une des questions qui se posent alors est de savoir s'il y a des comportements, ou des séquences d'actions, qui ne témoignent pas de la présence d'une intention. Advenant le cas où tout ce qui est comportemental pouvait être associé à une intention, nous serions en mesure de définir le comportement d'une espèce comme « l'espace des intentions de cette espèce ». Or, il semble que ce serait seulement déplacer le problème en lui ajoutant quelques volutes de brume. En lieu et place d'une difficulté avec la frontière comportement-physiologie, nous serions devant celle qu'impose la frontière intention-neurophysiologie. Pour s'en convaincre, il suffit d'évoquer le travail des Dawkins. En montrant quelles phases de la séquence de mouvements d'un poussin qui s'abreuve sont le plus marquées par l'incertitude, l'objectif des investigateurs n'était pas autre que de mettre en évidence les moments où le poussin est le plus « décidé », les moments où il y a le moins de doutes sur l'intention du poussin de changer la position de ses yeux. De ce fait, et en dépit du recours à une notion comme celle d'intention, il apparaît que la définition du comportement se heurte à la frontière du comportemental et du simplement physiologique et, qui plus est, que cette frontière diffère pour chaque espèce. Si

la définition de plusieurs comportements spécifiques échoue sur une base analytique, la définition du comportement d'une espèce semble quant à elle impossible à circonscrire, manquant d'un critère précis pour établir un plancher, une limite au-delà de laquelle il ne peut plus être question du comportement. En fait, cet échec illustre à quel point il est difficile d'inscrire dans la matérialité une définition spécifique du comportement.

Une fois de plus, il est possible que l'une des autres approches exploitées en écologie comportementale contribue à sauver la définition spécifique du comportement. Avant de nous intéresser à cette question, il nous faut cependant achever notre examen de ce qu'implique l'approche phénotypique adaptationniste pour la compréhension du comportement au sens vernaculaire. Le dernier point sur lequel il importe de nous attarder, mis en évidence tout au long de cette section, est le caractère adaptationniste de l'approche. Comme l'illustrent les travaux de Tinbergen et de Berdoy, l'approche adaptationniste consiste en l'étude de traits adaptés du comportement animal. Dans les deux cas, il s'agit de produire une démonstration convaincante du caractère adaptatif d'un trait, en montrant en quoi, à l'aide de contrefactuels, une séquence d'actions est au moins partiellement le résultat d'un processus de sélection naturelle. Que l'investigation ait pour objectif de montrer qu'une séquence d'actions est une adaptation de l'organisme à certaines caractéristiques de son environnement, ou qu'elle soit plus ambitieuse, et qu'elle vise à étayer la compréhension évolutive et mécaniste d'un système d'interactions complexe (la manipulation parasitaire, l'évolution des symbiotes, ou d'autres expressions « étendues » du phénotype), l'approche adaptationniste n'en repose pas moins sur des hypothèses adaptationnistes particulières qu'il s'agit de tester.

Même si, comme nous serons amenés à le constater dans la section suivante, cet adaptationnisme tant décrié soulève certaines questions importantes selon l'approche phénotypique structurale, il demeure relativement maîtrisé dans l'usage de l'approche adaptationniste par l'écologie comportementale. D'autant plus que les études qui explorent le caractère adaptatif d'un trait du comportement sur des bases strictement mécanistes ne constituent aujourd'hui qu'une faible proportion des investigations conduites. Trois motifs complémentaires peuvent être évoqués pour tenter d'expliquer cet état de fait. D'abord, les

biologistes contemporains semblent avoir intégré l'essentiel de la critique dirigée contre l'adaptationnisme naïf. D'une part, ils assument que la décomposition en traits phénotypiques indépendants est une démarche essentiellement heuristique, et que la possible corrélation de l'évolution de traits différents, en raison de contraintes, doit être prise en compte⁴⁸⁷. D'autre part, ils ont intégré le fait que, puisque l'analyse superficielle d'un trait peut admettre des explications adaptationnistes alternatives –ce que Gould et Lewontin ont désigné comme la construction de contes adaptatifs (*adaptive stories*) –, l'investigation de caractères adaptatifs doit procéder de façon discursive. La démonstration qu'un trait est une adaptation requiert donc une analyse rigoureuse et exigeante des mécanismes causaux impliqués, sous-peine d'être ignorée, ou même contredite lorsque l'enjeu est perçu comme important⁴⁸⁸.

Ensuite, en plus d'imposer une démarche analytique relativement lourde, l'approche phénotypique adaptationniste a quelque peu perdu en faveur en raison de la nature des résultats qu'elle livre. En effet, afin de demeurer rigoureuse, l'approche ne permet de dégager que des résultats relativement limités et, dans tous les cas, difficiles à généraliser. Il est aisé de comprendre pourquoi. D'un côté, puisque la méthode qu'elle utilise pour identifier le mécanisme contribuant au caractère téléologique du trait est strictement réductionniste –le caractère téléologique d'une séquence d'actions ne peut être établi qu'en investiguant les mécanismes du niveau d'organisation inférieur à l'aide d'hypothèses contrefactuelles (souvenons-nous des expériences de Tinbergen pour établir que la mouette retire de son nid les objets possédant des caractéristiques des fragments de coquille de ses œufs)–, l'approche adaptationniste circonscrit étroitement le domaine au sein duquel ce mécanisme peut être retrouvé. De l'autre, puisque le caractère adaptatif d'une séquence d'actions s'éprouve en regard d'une relation avec l'environnement, il y a des raisons de penser que plusieurs interactions de ce type seront quasi-spécifiques, voire

⁴⁸⁷ Ils adoptent un adaptationnisme explicatif (*explanatory adaptationism*), au sens de Godfrey-Smith, P., 1999, pp. 186-188, c'est-à-dire un adaptationnisme qui considère que la sélection naturelle possède un pouvoir explicatif unique pour comprendre aussi bien le design apparent des organismes, que les relations d'adaptativité (*adaptedness*) avec l'environnement auxquelles ces organismes participent.

⁴⁸⁸ En s'efforçant d'identifier des adaptations psychologiques chez l'homme, la psychologie évolutionniste a été sévèrement critiquée sur la base de sa méthodologie. Son approche adaptationniste a particulièrement été prise à partie, notamment en raison des hypothèses concernant l'histoire évolutive humaine qu'elle assume, et des insuffisances de l'analyse des mécanismes qu'elle postule (Gray, R. D., Heaney, M. et Fairhall, S., 2003).

strictement spécifiques. Additionnées, ces deux contraintes –la plus ou moins grande spécificité du mécanisme conférant le caractère téléologique et la plus ou moins grande spécificité de l'interaction environnementale qui permet d'identifier le caractère adaptatif– limitent considérablement les possibilités de généralisation du phénomène étudié et les opportunités de transférer tel quel le résultat de l'investigation à quelque autre espèce. Un retour à l'investigation menée par Berdoy et ses collaborateurs rendra ce constat plus évident. Schématisons le résultat de la démarche : les investigateurs attestent du caractère adaptatif de la manipulation du rat par la toxoplasmose en montrant que 1° le parasite modifie l'aversion du rat pour l'odeur de l'urine de chat, l'hôte définitif du parasite, et que 2° cette modification de l'aversion du rat augmente significativement les chances que le parasite rencontre son hôte définitif. Même ainsi simplifiée, il apparaît invraisemblable que quelqu'un cherche à retrouver tous les détails de cette adaptation dans un système naturel différent. Cela ne ferait aucun sens. Tout au mieux, l'investigateur intégrera dans sa pratique, et à titre d'hypothèses à tester, certains des éléments de la démarche de Berdoy, par exemple la manipulation comportementale comme altération d'une aversion d'origine olfactive⁴⁸⁹.

Enfin, un dernier motif peut être évoqué pour comprendre pourquoi l'approche phénotypique adaptationniste occupe maintenant une place relativement mineure dans la pratique contemporaine. Il s'agit du fait que d'autres approches, à la fois moins exigeantes au sujet de la compréhension des mécanismes causaux impliqués, et plus riches quant à la connaissance et aux hypothèses qu'elles génèrent, sont disponibles. Elles confèrent non seulement la possibilité d'envisager un trait phénotypique selon une perspective historique, mais aussi celle d'explorer les mécanismes de l'évolution du comportement de façon plus générale. C'est précisément à travers ce type d'approche qu'il nous faut poursuivre notre analyse de la notion de comportement animal.

⁴⁸⁹ Voir, par exemple, Kaldonski, N., Perrot-Minnot, M.-J. et Cézilly, F., 2007.

7.4 L'approche phénotypique structurale

Cette troisième approche est sans contredit celui qui caractérise le mieux la démarche contemporaine de l'écologie comportementale. Non seulement accompagne-t-elle le travail d'une part importante de la communauté des écologues, mais elle intervient aussi dans l'ensemble des grands thèmes de l'investigation du comportement animal. D'une façon générale, l'approche phénotypique structurale se distingue considérablement des deux autres déclinaisons phénotypiques. Selon la perspective qu'elle offre, le comportement animal n'est plus strictement considéré comme l'expression d'un individu. Bien que le détail de cette expression individuelle demeure toujours capital pour l'investigation –l'approche structurale repose aussi sur l'approche mécaniste, la base d'une connaissance du comportement–, il ne la gouverne tout simplement pas. De la situation centrale qu'il occupait jusqu'ici dans la compréhension du comportement, l'individu s'efface considérablement, et cède la place aux systèmes de relations auxquels il participe. Lorsqu'elle ne consiste pas à étudier des relations interindividuelles, l'approche structurale gomme encore l'individu en tentant d'exposer les décisions et les compromis qui régissent l'action individuelle. Cela est moins paradoxal qu'il n'y paraît : les méthodes qui permettent de comprendre ces phénomènes individuels doivent circonscrire le domaine à l'intérieur duquel les décisions et les compromis sont effectifs. Pour y parvenir, les méthodes utilisées doivent en quelque sorte échantillonner des itérations du même individu idéal dans l'ensemble des conditions pertinentes pour le phénomène étudié. Puisque l'individu idéal n'est qu'une abstraction de tous les individus d'une population, plusieurs individus sont, de fait, échantillonnés. Il importe d'insister sur ce point, la prise en compte de plusieurs individus dans l'approche structurale diffère considérablement de celle que nous retrouvons dans l'approche adaptationniste. Alors que dans cette dernière l'usage de différents individus permet d'attester de la validité statistique de l'observation, dans l'approche structurale, les différents individus font office d'itérations qui permettent de prendre la mesure d'un ensemble de conditions déterminantes pour le phénomène. Entre ces deux approches, la représentation du comportement passe du niveau de l'individu au niveau de la population.

Considérant à la fois l'importance et la grande diversité des démarches qui peuvent être rangées sous l'étiquette d'approche phénotypique structurale, il nous faut opérer des choix afin d'extraire les éléments déterminants pour la compréhension de la notion de comportement animal. Nous retiendrons trois cadres généraux dont chacun confère à l'investigateur la possibilité de concevoir la structure d'un ensemble de relations difficilement accessible autrement : la sélection sexuelle, l'optimisation et les stratégies d'histoire de vie. Puisque chacun de ces cadres comporte une littérature extrêmement abondante, nous ne tenterons pas d'exposer toutes leurs subtilités, ou de souligner certaines des difficultés qui leur sont inhérentes, mais seulement d'exposer en quoi ils marquent la conception du comportement animal qui peut être dégagée de l'écologie comportementale.

La sélection sexuelle

Le premier cadre qu'il nous faut considérer est celui de la sélection sexuelle. Pour emprunter une définition synthétique et efficace : « La sélection sexuelle a lieu quand des individus entrent en compétition pour l'accès aux gamètes du sexe opposé. [...] C'est le résultat des interactions entre des individus du même sexe, de sexe opposé, ou les deux »⁴⁹⁰. Il s'agit donc d'un processus autrement plus complexe que la simple évolution d'ornements exubérants chez les mâles, en conséquence de la compétition pour l'accès aux femelles. Afin de mieux apprécier les liens qu'entretient la sélection sexuelle avec le comportement animal, la gamme des interactions dont il est question peut être déclinée en trois grands types de compétition. Premièrement, la compétition intra-sexuelle génère une sélection parmi les individus du même sexe. Ceux qui présentent un avantage par rapport à leurs concurrents obtiennent un meilleur accès aux gamètes du sexe opposé. Par exemple, les bovidés mâles de taille plus importante, ou possédant un armement plus imposant (taille des cornes ou des bois), sont davantage susceptibles de remporter leurs combats et, ainsi, de monopoliser l'accès aux femelles⁴⁹¹. Il est à noter que, bien qu'elle soit généralement

⁴⁹⁰ Kokko, H., Jennions, M. D. et Brooks, R., 2006, p. 44. Il semble important de souligner qu'il n'existe pas de définition canonique de la sélection sexuelle.

⁴⁹¹ Bro-Jørgensen, J. et Janis, C., 2007.

associée aux mâles, plusieurs cas de compétition intra-sexuelle ont pu être démontrés chez les femelles⁴⁹².

Deuxièmement, la compétition intersexuelle implique une forme de choix de la part de l'un des sexes, généralement la femelle. Par le terme de choix, il faut entendre un processus qui conduit à la tendance des membres de l'un des sexes à s'accoupler de façon non aléatoire par rapport à la variabilité d'un ou de plusieurs traits présents chez les individus de l'autre sexe⁴⁹³. Pour simplifier notre propos, nous considérons la seule perspective du choix de la femelle dans ce qui suit. D'abord, le choix peut être le résultat d'une sélection directe de la préférence des femelles. Dans les cas les plus simples de sélection directe, la préférence d'une femelle pour un trait du mâle est corrélée à l'obtention d'un bénéfice direct. Par exemple, chez les espèces territoriales, les femelles qui s'accouplent préférentiellement avec des mâles possédant un territoire de qualité ont accès à de meilleures ressources, et ainsi une aptitude phénotypique supérieure. Ensuite, la préférence d'une femelle peut avoir été l'objet d'un processus de sélection indirect, comme dans le cas classique du processus d'emballage de Fisher. Brièvement, si un caractère ornemental du mâle est l'objet d'une préférence arbitraire de la part d'une femelle, et si l'ornement et la préférence affichent chacun un certain degré d'héritabilité, les femelles qui préfèrent se reproduire avec les mâles aux ornements les plus développés engendrent des filles qui affichent une préférence pour les mâles aux ornements les plus développés, et des fils possédant de tels ornements. Puisque ces mâles sont avantagés dans l'accès aux femelles possédant la préférence, et puisque les femelles qui possèdent la préférence produisent des fils arborant l'ornement extravagant, il s'ensuit une augmentation de la fréquence des deux traits dans la population⁴⁹⁴. Plus les femelles affichent une préférence forte pour un ornement extravagant, plus le trait sera exagéré à travers la sélection qu'impose le choix des femelles. Ainsi, la coévolution des deux traits pourra se poursuivre, « s'emballer », jusqu'à ce que l'extravagance du trait entraîne un coût supérieur (en termes de survie du mâle) aux bénéfices (en termes d'accès aux femelles).

⁴⁹² Clutton-Brock, T., 2007, pp. 1883-1884.

⁴⁹³ Kokko, H., Brooks, R., *et al.*, 2002, p. 653.

⁴⁹⁴ Danchin, E. et Cézilly, F., 2008, p. 365.

Finalement, le troisième type de compétition intervenant dans le cadre de la sélection sexuelle est la compétition spermatique. Brièvement, il s'agit « d'une compétition entre les spermatozoïdes de deux ou plusieurs mâles pour la fécondation d'un ensemble donné d'ovules »⁴⁹⁵. Cette compétition a entraîné l'évolution, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, de mécanismes physiologiques, de structures anatomiques spécialisées et, ce qui est plus intéressant pour nous, de comportements adaptés (taux de copulation élevé, comportements territoriaux, le chant et les faux cris d'alarme chez les oiseaux, entre autres)⁴⁹⁶. L'un de ces comportements est le gardiennage des femelles effectué par les mâles de plusieurs espèces afin d'assurer leur paternité. Dans certains cas, le mâle garde la femelle afin de s'assurer la première copulation (gardiennage pré-copulatoire), alors que d'autres, le mâle garde la femelle jusqu'à la fin de la ponte pour éviter qu'un autre mâle ne fertilise une partie des œufs (gardiennage post-copulatoire)⁴⁹⁷. Dans les deux cas, un coût énergétique est associé au gardiennage –que ce coût soit rattaché à l'initiation du gardiennage (les mâles de certaines espèces d'insectes et de crustacés doivent « agripper » la femelle) ou à sa durée–, et donne lieu à une compétition (intra-sexuelle) entre les mâles.

Ainsi, en quoi le cadre de la sélection sexuelle influence-t-il la conception du comportement animal véhiculée en écologie comportementale ? La première observation qui s'impose concerne le réflexe qui accompagne spontanément l'usage de cette structure d'interprétation des phénomènes. En effet, utiliser le cadre de la sélection sexuelle implique nécessairement, quoique de façon implicite, la définition d'une série de catégories : d'abord celle qui ne se rapporte pas à la reproduction, celles qui s'y rapportent, et celles qui ont à voir avec les deux sous-groupes impliqués dans la reproduction sexuée. En d'autres mots, le cadre de la sélection sexuelle circonscrit des comportements que nous pourrions qualifier de sexuels ou de reproductifs et, au sein de cette catégorie, des comportements sexués,

⁴⁹⁵ Parker, G. A., 1998, p. 4.

⁴⁹⁶ Une large part des rôles des femelles dans la compétition spermatique sont internes et ne peuvent être observés directement. Pour cette raison, ils sont rangés dans la catégorie de « choix cryptique des femelles » (*cryptic female choice*). Pour une synthèse des connaissances sur le sujet, voir Eberhard, W. G., 1998. Au sujet de l'évolution de la diversité dans la forme des organes génitaux, voir Hosken, D. J. et Stockley, P., 2004. Pour un aperçu de modifications adaptatives des spermatozoïdes, suggérant une éventuelle coopération des spermatozoïdes d'un même éjaculat, voir Immler, S., Moore, H. D. M., *et al.*, 2007.

⁴⁹⁷ Voir Plaistow, S. J., Bollache, L. et Cézilly, F., 2003, et Takami, Y., 2007, au sujet du gardiennage pré et post-copulatoire, respectivement.

c'est-à-dire partagés selon la dichotomie qu'impose la reproduction sexuée. Puisque nous avons établi, à propos des approches mécaniste et adaptationniste, que la notion de comportement est une catégorie au statut problématique, il importe de nous interroger sur son statut dans la conception structurale. Pour ce faire, il nous faut d'abord nous pencher sur la compréhension mécaniste qui permet éventuellement de générer les catégories de comportements sexuels et de comportements sexués.

Fondamentalement, l'appréciation des comportements sexuels repose sur l'observation de traits phénotypiques différents chez deux catégories particulières d'individus au sein d'une population : les femelles et les mâles. La forme d'expression la plus simple de ces différences se retrouve dans les séquences d'actions, ces descriptions mécanistes d'enchaînements de mouvements. Par exemple, l'intromission de l'appendice copulateur ou l'oviposition sont des séquences d'actions qui peuvent être décrites en termes de mécanismes, mais qui demeurent le fait exclusif de l'un et l'autre sexe. Ce qui présente un intérêt immédiat dans ces séquences, est le fait qu'elles participent d'un ensemble plus complexe de mécanismes. L'intromission de l'appendice copulateur participe de la copulation, et l'oviposition de la ponte d'œufs. Ainsi, il apparaît clairement que ce qui pouvait sembler n'être que des emboîtements particuliers et spécifiques de mécanismes relève en fait de fonctions comme rôle biologique. Il est aisé de voir comment il est possible d'inférer des fonctions à partir de ces enchaînements de mécanismes : ceux-ci participent de la capacité de l'organisme à se reproduire.

Bien qu'il semble possible d'établir, à l'aide d'une induction, que l'ensemble des séquences d'actions qui sont regroupées sous différentes « fonctions comme rôles biologiques » constitue la notion de comportement sexuel, cette solution n'est pas viable. Plus précisément, l'opération est nécessaire, mais non suffisante pour établir la catégorie de comportement sexuel. En effet, même si la convergence de plusieurs fonctions vers une seule capacité de l'organisme (la reproduction) apporte la cohérence nécessaire selon notre définition de la notion de comportement (la convergence des fonctions définit un ensemble), cette convergence fait l'impasse sur la place occupée par l'évolution. Ceci est évidemment problématique en regard de la pratique de l'écologie comportementale. Il est

certes possible d'établir en quoi chacune des fonctions comme rôles biologiques (la copulation, la ponte, le gardiennage, la parade nuptiale, etc.) est issue d'un processus évolutif, mais il n'existe aucun outil, aucune représentation, qui légitime le passage de plusieurs « fonctions sexuelles évoluées » à un « comportement sexuel évolué ».

En fait, il n'est pas possible d'établir une relation univoque entre un ensemble de fonctions comme rôles biologiques et une unité comportementale sexuelle. A priori, il semble logique que, chez une espèce particulière, la description de toutes les fonctions en lien avec la capacité de reproduction permette de définir le comportement sexuel de cette espèce. Ainsi, en reconstruisant son histoire évolutive, nous serions en mesure d'identifier les principaux processus évolutifs ayant façonné ce comportement sexuel. Malheureusement, cette approche est viciée dès le départ. Le comportement sexuel animal est partitionné par cela même qui semblait lui conférer son unité et sa cohérence : la capacité de reproduction. En effet, la capacité de reproduction –sexuée puisque nous nous intéressons à la définition d'un comportement sexuel– impose que des fonctions distinctes soient distribuées entre les deux sexes. Il n'est donc pas possible de défendre une notion de comportement sexuel qui soit spécifique. La perspective complémentaire, à savoir de considérer des catégories de comportements sexuels mâle et femelle, introduit une difficulté encore plus grande. Etant donnée la diversité observée dans la nature, il semble aberrant de tenter de saisir, par un ensemble limité de propositions, la spécificité de chaque sexe telle qu'elle s'exprimerait dans toutes les espèces à reproduction sexuée. Est-ce à dire que nous en sommes pour autant réduits à formuler autant de définitions des comportements sexués qu'il existe d'espèces, voire de populations ?

Bien qu'il ne se soit pas développé par rapport à cette difficulté, le cadre structural de la sélection sexuelle contribue à l'éclairer d'une façon inédite. Certes, il ne permet pas d'établir une définition du comportement sexuel, ou même des comportements sexués, mais en revanche, il constitue un outil puissant pour questionner aussi bien ce qui est observé dans la nature, que nos connaissances sur l'évolution du comportement et de la reproduction. En fait, si le cadre de la sélection sexuelle permet d'établir une catégorie de comportements dits sexuels, c'est en circonscrivant un espace des représentations des

conséquences d'un fait empirique, l'anisogamie. Brièvement, l'anisogamie est la différence en taille des gamètes produits par les mâles et les femelles. Par définition, le sexe qui produit les gamètes de plus petite taille est le mâle. Comme l'écrivent Hanna Kokko, Michael Jennions et Robert Brooks (2006, p. 45) :

« Même si la biomasse totale des gamètes de chaque sexe est égale, l'anisogamie implique que les spermatozoïdes abondants entrent en compétition [pour fertiliser] des œufs beaucoup moins nombreux. Cette compétition engendre une course parmi les mâles pour s'assurer que leurs spermatozoïdes trouvent et fertilisent les œufs avant les spermatozoïdes de rivaux : la sélection sexuelle est née. »

Cette seule donnée biologique, relativement simple, a généré l'ensemble des modélisations qui composent l'une des approches phénotypiques structurales les plus utilisées en écologie comportementale. Dans le cadre structural de la sélection sexuelle, il ne s'agit pas seulement de comprendre les conséquences de l'anisogamie sur les mécanismes de l'évolution (les trois types de compétitions que nous avons mentionnés plus haut), mais aussi de prendre la mesure de ces conséquences sur les traits phénotypiques que nous observons aujourd'hui. En fait, les développements du cadre de la sélection sexuelle prennent place dans le jeu de l'exploration des conséquences théoriques de l'anisogamie et de la description des phénomènes naturels selon les termes de ces conséquences. Comme pour l'ensemble de l'approche structurale, c'est l'adéquation (ou sa négation) entre certaines des représentations théoriques et les systèmes naturels qui constitue le moteur de l'investigation.

Même si la sélection sexuelle ne contribue pas à définir ce que pourrait être une unité de comportement animal – nous avons mentionné que la diversité des espèces et des façons dont sont instanciés les sexes rendent cette démarche problématique ; à cela s'ajoute la difficulté à extraire le comportement du phénotypique –, elle n'en impose pas moins une sévère condition sur ce qui peut être considéré comme un comportement sexuel. Un comportement sexuel est un comportement dont l'une des causes évolutives est l'anisogamie et qui intervient dans la reproduction d'un organisme sexué. Ainsi, il est théoriquement possible de départager les comportements sexuels, des comportements avec

lesquels ils auraient co-évolué et des comportements qui auraient été dissociés de la capacité de reproduction au fil de l'histoire évolutive de l'organisme. Il ne semble donc pas que l'écologie doive se résoudre à décrire autant de comportements sexués qu'il peut compter d'espèces. Dans la mesure où les catégories établies reposent non seulement sur des abstractions cohérentes et prédictives (les modèles mathématiques), mais également sur un fait biologique fondamental (l'anisogamie) et sur les systèmes de phénomènes naturels observables, le cadre de la sélection sexuelle laisse entrevoir un ancrage pour la définition d'une notion de comportement animal plus générale. Afin de prendre une mesure plus complète de cet apport, il nous faut encore analyser ce que peuvent nous suggérer les autres approches de type structural.

Avant de nous tourner en direction d'un autre cadre, il nous reste encore à situer celui de la sélection sexuelle par rapport à la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Si la véritable nature de la sélection sexuelle soulève des interrogations –s'agit-il d'une « force » indépendante de la sélection naturelle, ou simplement de l'une de ses composantes ? –, il n'en demeure pas moins que cette sélection peut être représentée de façon autonome à travers l'usage des modèles d'évolution. D'une part, il est possible d'attester du caractère adaptatif d'un trait sexuel –en établissant une corrélation entre la durée du gardiennage post-copulatoire et la proportion des œufs fécondés d'une femelle par le mâle, par exemple– en utilisant la méthode des contrefactuels pour manipuler les mécanismes impliqués. Ce type d'approche ne démontre pas l'exercice du processus de sélection sexuelle, mais permet néanmoins d'en apprécier les conséquences attendues. D'autre part, lorsqu'il s'agit d'établir comment une forme de compétition sexuelle influence, sur le long terme, la fréquence de traits dans l'un ou l'autre sexe, la sélection sexuelle affiche une indépendance considérable par rapport à la sélection naturelle. Néanmoins, il est généralement admis que, même si elles peuvent être distinguées en composantes autonomes dans les modèles, les deux types de sélection concourent aux résultats évolutifs que nous observons. Le processus d'emballage de Fisher illustre l'une des modalités selon lesquelles la sélection sexuelle et la sélection naturelle sont intriquées⁴⁹⁸.

⁴⁹⁸ Kokko, H., Brooks, R., *et al.*, 2003, p. 654.

La possibilité d'établir une disjonction entre les effets attendus de la sélection sexuelle et de la sélection naturelle n'est pas sans conséquence sur la conception de notion de comportement animal. D'abord, la disjonction confirme que le cadre de la sélection sexuelle présente un intérêt pour l'éventuelle identification d'une catégorie de comportement sexuel. Cependant, il importe de garder à l'esprit que la possibilité de circonscrire des comportements strictement sexuels chez les organismes repose sur la capacité de l'investigateur à faire correspondre les entités de la modélisation (les paramètres et les variables utilisés pour décrire le processus de sélection sexuelle) avec des éléments du système de phénomènes naturels. Ainsi, mieux sont connus les mécanismes qui président à l'organisation des éléments comportementaux chez un organisme, plus grande peut être l'adéquation du modèle. Se profile alors la nécessité d'établir un compromis entre la généralité des processus de sélection sexuelle représentés (la compétition directe entre individus d'un même sexe, le choix de partenaire, l'utilisation du sperme, les conflits sexuels, etc.) et la précision des entités et mécanismes circonscrits dans la nature⁴⁹⁹.

Ensuite, la disjonction de la sélection sexuelle invite à considérer qu'un processus en partie indépendant de la sélection naturelle a joué un rôle déterminant dans l'évolution de certains comportements. N'est-il pas alors concevable que d'autres processus au cours évolutif aient aussi contribué à façonner les phénomènes comportementaux que nous observons maintenant ? L'évolution de la culture, et la sélection culturelle qu'elle suppose, pourrait constituer une réponse affirmative. Plusieurs modèles, impliquant aussi bien la conception standard de l'héritabilité que la transmission d'unités non-génétiques (les mèmes), ont été avancés pour expliquer l'évolution des cultures animales et humaines⁵⁰⁰. Puisque la relation entre les notions de trait culturel et de trait comportemental est particulièrement complexe –elle repose sur des définitions qui sont loin de faire l'unanimité–, nous laissons ouverte cette possibilité sans l'examiner de façon plus approfondie.

⁴⁹⁹ Andersson, M. et Simmons, L. W., 2006, p. 296.

⁵⁰⁰ Danchin, E. et Wagner, R. H., 2008, p. 713.

L'optimisation

Avec la sélection sexuelle, l'optimisation est l'autre cadre fondamental qui instruit l'approche phénotypique structurale de l'écologie comportementale. Dans ce cas-ci, la structure dont il est question ne relève pas d'un thème d'investigation particulier (l'évolution de la reproduction sexuée et les conséquences phénotypiques de cette évolution), mais plutôt d'une démarche d'investigation originale. D'une manière générale, cette démarche consiste à élaborer des modélisations qui permettent de représenter aussi bien des conséquences phénotypiques de l'évolution par la sélection naturelle, que des trajectoires de l'évolution de certains phénotypes. Pour plus de clarté, nous distinguons les deux aspects dans un premier temps.

La compréhension la plus simple du cadre de l'optimisation concerne la représentation des conséquences phénotypique de l'évolution par la sélection naturelle. Cette démarche est souvent identifiée par l'étiquette de la théorie de l'approvisionnement optimal. Dans ce contexte, le cadre demeure strictement dédié à la description des phénomènes actuels, ce qui n'est pas sans faire penser à la méthode de l'éthologie classique dans laquelle, rappelons-le, il s'agissait d'établir le portrait précis de ce que les organismes effectuent. Cependant, les relations causales auxquelles s'intéresse d'abord le cadre structural de l'optimisation sont d'un type différent. Bien qu'ultimement elles puissent être réduites à des emboîtements de mécanismes puisant leurs racines dans la physiologie et la biologie moléculaire des organismes individuels, les relations causales au cœur de l'approche sont d'un niveau supérieur. Sans nous intéresser aux implications de cette expression, nous pourrions, avec la tradition, les considérer comme des relations causales économiques. Ainsi, le cadre de l'optimisation participe d'une approche structurale parce qu'il permet d'étudier le comportement animal sur un plan non réductionniste.

Quels que soient les modèles utilisés à l'intérieur de ce cadre, ceux-ci sont tous interprétés selon un ensemble commun de connaissances d'arrière-plan. Plus précisément, les interprétations considèrent que la sélection est un processus qui maximise l'aptitude phénotypique des organismes et qu'en conséquence, la sélection contribue à façonner des

traits phénotypiques quasi-optimaux. Ce postulat, l'écologue l'utilise de deux façons complémentaires. Il peut s'intéresser à une séquence d'actions particulière chez un organisme et tenter de définir en quoi celle-ci est optimale ou non. Ou encore, il peut établir une description des conditions nécessaires pour qu'un type général de séquence d'actions ou de comportement soit réalisé. Le travail de Parker sur la distribution spatiale des mâles de la mouche scatophage correspond au premier cas de figure. Parker est devant un phénomène et, assumant que celui-ci a été sélectionné, il procède à l'identification d'une structure de relations permettant d'attester de son optimalité. Le second cas de figure peut être illustré par les travaux visant à établir les conditions dans lesquelles des phénomènes comme l'altruisme ou la formation et le maintien d'un groupe familial sont possibles⁵⁰¹. Considérant que les individus tendent à maximiser leur aptitude phénotypique, il s'agit alors d'appréhender les phénomènes d'altruisme ou de coopération en regard des contraintes économiques qui structurent les systèmes dans lesquels ils interviennent. En effet, si l'altruisme est une conséquence de l'évolution par la sélection naturelle, il importe d'évaluer sa contribution à l'aptitude phénotypique des individus impliqués dans le système, et de comprendre les conditions environnementales particulières qui peuvent rendre l'altruisme économiquement viable dans certaines circonstances. Ainsi, que le point de départ de l'investigation soit empirique ou théorique, il ressort que le trait optimal n'est pas seulement le meilleur trait qui puisse éventuellement être observé dans la population. C'est surtout le meilleur scénario qui puisse être décrit considérant un ensemble spécifique de contraintes⁵⁰².

Pour être en mesure d'attester de l'optimalité d'un trait, et bien avant de procéder aux expérimentations nécessaires pour valider l'hypothèse, l'écologue doit déterminer en regard de quoi le trait peut éventuellement maximiser l'aptitude phénotypique de l'organisme. Cette étape est cruciale parce qu'elle détermine les variables et paramètres qu'il s'agit de prendre en considération. Surtout, elle sert à établir la nature de la valeur approchée (le *proxy*), ou la composante de l'aptitude phénotypique, qui est utilisée

⁵⁰¹ Au sujet de la formation des groupes familiaux, voir Emlen, S. T., 1995, p. 8094, et Emlen, S. T., 1997, p. 231.

⁵⁰² Rosales, A., 2005, p. 1029.

pour la modélisation. En effet, puisqu'il est la plupart du temps impossible d'associer le trait postulé comme optimal à l'aptitude phénotypique de l'organisme, il est indispensable d'utiliser une valeur approchée qui, elle, peut être quantifiée⁵⁰³. En d'autres mots, l'écologue doit concevoir une façon d'apprécier quantitativement comment le trait qui l'intéresse est maximisé, ou comment la forme que ce trait possède participe à la maximisation de l'aptitude phénotypique. En écologie comportementale, c'est essentiellement le thème de l'investigation qui oriente le choix d'une valeur approchée particulière. Parmi celles qui sont utilisées, il est possible d'évoquer la dépense énergétique, la consommation de nourriture, le nombre de copulations, le changement de masse, le taux de croissance, etc.

Le second aspect du cadre de l'optimisation introduit des méthodes qui permettent de se détacher de la seule description des phénomènes adaptatifs, pour considérer les dynamiques qui ont pu éventuellement produire ce que nous observons aujourd'hui. Cette démarche supplémentaire fait appel à la théorie évolutive des jeux. De façon schématisée, le recours à la théorie des jeux classique décrit l'interaction d'individus dont les intérêts ne coïncident que partiellement⁵⁰⁴. Considérant que chaque participant aspire à maximiser ses gains, il survient des occasions où un gagnant et un perdant peuvent être identifiés. D'autant plus que, puisqu'il s'agit d'une interaction, le gain que récolte un joueur dépend à la fois de sa propre tactique et de celle qu'adopte son adversaire. Une tactique peut être assimilée à un trait phénotypique fixe ou flexible⁵⁰⁵. L'exemple le mieux connu d'un jeu simple est celui de la colombe et du faucon⁵⁰⁶.

⁵⁰³ McNeil Alexander, R., 1996, p. 141.

⁵⁰⁴ Hammerstein, P., 1988, p. 4.

⁵⁰⁵ Brown, J. S., 2001, p. 118.

⁵⁰⁶ Brièvement, dans un contexte où deux individus sont en compétition pour prendre le contrôle d'une ressource, chaque individu peut adopter l'une des deux tactiques suivantes : « Faucon » consiste à se battre jusqu'à la victoire ou à la défaite, « Colombe » consiste à montrer un comportement agressif, mais se retirer avant d'être blessé si l'opposant persévère. Les quatre interactions possibles, illustrées par une matrice des gains, engendrent des gains différents pour les individus. Une exposition plus complète peut être trouvée dans Maynard Smith, J., 1979, p. 476.

Alors que les jeux classiques sont statiques et que le résultat d'un jeu n'influence pas la décision des participants au jeu suivant, les jeux évolutifs sont conçus pour rendre compte des conséquences de la répétition des tactiques. Ainsi, les jeux évolutifs introduisent un certain nombre de modifications importantes. D'abord, les tactiques dont il est question sont des traits phénotypiques héritable. Ensuite, comme la seule comparaison des gains associés aux tactiques concurrentes présente une adéquation limitée avec ce qui est observé dans la nature, l'approche évolutive considère les gains associés à des stratégies, c'est-à-dire les gains qui découlent de différentes fréquences d'usage des tactiques⁵⁰⁷. La théorie évolutive des jeux impose aussi une importante modification de la notion de gain. En effet, d'un point de vue évolutif, la seule façon de concevoir le gain qui découle de la supériorité d'une stratégie par rapport à une autre est d'attester de sa survie, de sa perpétuation. Ainsi, une stratégie gagnante en est une à laquelle il est possible d'associer une aptitude phénotypique supérieure à celle des autres. Puisque la stratégie gagnante est héritable, le gain qui lui est associé se traduit par une augmentation de la fréquence de la stratégie dans la population. Dit autrement, ce qui devient important dans la conception évolutive du jeu est le fait que l'organisme individuel, celui qui réclamait son gain à la fin de la partie, s'efface au profit des stratégies elles-mêmes, et de leurs fréquences dans la population⁵⁰⁸.

La façon la plus simple d'apprécier le degré de proximité de la théorie de l'approvisionnement optimal et de la théorie évolutive des jeux consiste à utiliser comme intermédiaire la notion de stratégie évolutivement stable (ESS). Dans un jeu évolutif, la stratégie la plus performante sera celle qui s'impose dans la population. Néanmoins, cette constatation est peu satisfaisante par elle-même puisqu'elle n'atteste que d'une partie de l'évolution par sélection naturelle : elle ne laisse aucune place à l'apparition de variations, de stratégies mutantes. En faisant jouer la stratégie « gagnante » contre des stratégies mutantes, il devient possible d'apprécier sa stabilité évolutive, sa capacité à résister à l'invasion et à se perpétuer dans le temps. Quand une stratégie établie dans la population ne

⁵⁰⁷ Par exemple, la stratégie 1 consiste en une probabilité de 40% de jouer la tactique A, et de 60% de jouer la tactique B, alors que la stratégie 2 joue les deux tactiques avec la même probabilité. Une stratégie qui consiste en 100% d'usage d'une tactique est dite « stratégie pure ».

⁵⁰⁸ Brown, J. S., 2001, p. 119.

peut être envahie, qu'aucune des modifications qu'elle subit ne peut être favorisée par la sélection naturelle, la stratégie est évolutivement stable. Les notions de stratégie et d'optimum permettent utilement de comparer les usages d'un jeu évolutif et d'une démarche d'optimisation. D'abord, toute la théorie de l'approvisionnement optimal consiste à identifier et à décrire la stratégie gagnante, celle qui maximise l'aptitude phénotypique. Dans cette démarche, il n'est pas question de tenir compte de stratégies alternatives, pas plus qu'il n'est question d'opposer des joueurs. La représentation considère des individus solitaires qui ne modulent pas leur comportement en fonction de celui des congénères. Dans la théorie des jeux, la stratégie est définie comme évolutivement stable justement parce qu'elle s'impose face aux stratégies mutantes. Mais la raison pour laquelle elle est stable n'a rien à voir avec un optimum. Il est même possible que tous les joueurs (les organismes) augmentent leurs gains s'ils parviennent à changer de stratégie conjointement. Ainsi, alors que la théorie de l'approvisionnement optimal s'occupe de stratégies optimales indépendantes, la théorie évolutive des jeux s'intéresse aux stratégies évolutives stables en regard de stratégies invasives.

Par rapport à la notion de comportement animal, le cadre structural de l'optimisation invite à plusieurs remarques importantes. D'abord, la notion de stratégie associée aux deux démarches que nous avons présentées, ne permet pas de résoudre notre problème de définition. Les stratégies que l'écologue identifie ne découpent pas l'organisme de façon univoque. D'une part, il apparaît difficile de concevoir que le comportement de l'animal puisse être en totalité décomposé en stratégies distinctes. D'autre part, les stratégies qui peuvent être abstraites du phénotype d'une espèce ne peuvent être transposées que dans une mesure limitée chez d'autres espèces. Le problème reste entier. Néanmoins, l'association des stratégies avec la maximisation de l'aptitude phénotypique révèle une facette intéressante du comportement. En effet, selon le cadre de l'optimisation, les séquences d'actions circonscrites sont représentées comme étant non pas orientées vers une fin particulière, mais dirigées par un souci d'efficacité. Alors que l'approche phénotypique adaptationniste consiste à montrer pourquoi et comment une séquence d'actions/fonction comme rôle biologique est orientée vers une fin, le cadre de l'approche structurale se concentre d'abord sur le comment et explore ensuite la question du pourquoi.

Prenons le temps d'expliciter cette observation critique. Nous avons vu que l'approche adaptationniste visait à expliquer des phénomènes comportementaux : pourquoi la mouette rieuse a intérêt à enlever les fragments de coquille, pourquoi la toxoplasmose a intérêt à manipuler le rat. C'est pour confirmer l'hypothèse du « pourquoi » que l'investigateur se penche sur les mécanismes impliqués dans la séquence, sur des questions de « comment ». Dans le cadre de l'optimisation, la démarche est un peu plus complexe. D'abord, la sélection naturelle est implicitement donnée comme réponse au premier « pourquoi ». L'organisme accomplit telle ou telle stratégie parce que celle-ci contribue à son aptitude phénotypique, parce qu'elle a été sélectionnée. Ce qui importe alors est de décrire comment une stratégie peut maximiser l'aptitude phénotypique de l'organisme. Comment, par exemple, les mâles de la mouche scatophage maximisent tous leur taux de fécondation des œufs, quels paramètres interviennent dans la maximisation. C'est dans un deuxième temps que les « pourquoi » supplémentaires adviennent, en confrontant la modélisation au système de phénomènes naturel. Pourquoi, par exemple, la séquence d'actions d'un organisme n'est-elle pas optimale, pour quelle raison la quantité de la valeur approchée mesurée est-elle inférieure à ce qui pouvait être anticipé suivant l'usage d'un modèle d'approvisionnement optimal. Ou encore, pourquoi une stratégie particulière stable évolutivement, n'est-elle pas celle qui offre les meilleurs gains, qui est optimale dans un contexte environnemental donné. Ce sont des interrogations qui présentent le plus d'intérêt selon une perspective économique relative au comportement. Ils permettent d'initier d'autres séries de « comment » et de plonger un peu plus profondément dans l'étude des mécanismes causaux dans lesquels est intriqué l'organisme.

L'usage du cadre de l'optimisation implique donc une posture adaptationniste forte en regard des phénomènes investigués. En fait, les stratégies qu'identifie l'écologue sont considérées a priori comme des adaptations, des produits de l'évolution par la sélection naturelle. Ce n'est que dans un deuxième temps, lorsqu'il s'agit de mettre à l'épreuve des phénomènes naturels les représentations issues de modèles, que l'hypothèse adaptationniste peut être nuancée ou rejetée. Le comportement animal, tel qu'il est pris en compte à travers le cadre structural de l'optimisation, est un trait phénotypique adapté à certaines conditions particulières. Cela ne signifie évidemment pas que la sélection naturelle demeure le seul

processus responsable de la séquence observée. D'une part, les modèles d'optimisation et les jeux évolutionnistes instancient tout deux un certain nombre de contraintes à propos du trait étudié. En fait, ils intègrent des données concernant aussi bien les mécanismes physiologiques et comportementaux de l'organisme impliqué que la structure particulière de l'environnement dans lequel est inscrite sa stratégie. D'autre part, les écarts par rapport à l'optimum attendu imposent à l'écologue de s'intéresser aux contraintes sous-jacentes à la déviation observée. Contrairement à ce que dénonçait la critique anti-adaptationniste du début des années 1980, les écologues ne se contentent pas seulement de bricoler une nouvelle histoire adaptationniste lorsque confrontés à une déviation par rapport à l'optimum d'un trait. Il leur faut s'intéresser aux mécanismes impliqués dans la production de l'écart constaté. Le pourquoi d'un biais dans le scénario décrit peut être éclairé en considérant certains aspects négligés du système, initialement exclus de la modélisation. Dans le cadre économique, la révision d'une explication adaptationniste, davantage que du bricolage, est surtout un prétexte pour aborder le système de phénomène sous un jour différent. Par exemple, la théorie de l'approvisionnement optimal s'est enrichie avec la possibilité d'intégrer une phase d'échantillonnage de son environnement par l'organisme⁵⁰⁹.

Si ce cadre de l'approche structurale fait du comportement animal une adaptation, il contribue aussi à en faire ressortir une autre facette importante : les processus décisionnels. En effet, en admettant que l'organisme maximise en tout temps ses gains pour une stratégie donnée, il est indispensable de considérer qu'il est apte à moduler son comportement en fonction des fluctuations de l'environnement. Par exemple, lorsque le rendement d'une parcelle devient suffisamment bas, il devient avantageux pour l'organisme de « décider » de payer le coût du déplacement vers une autre parcelle. De la même façon, lorsqu'un organisme joue contre un congénère pour la défense de son territoire, il « décide » de la meilleure stratégie qui s'offre à lui étant données les informations dont il dispose. Dans les deux exemples précédents, il n'est aucunement nécessaire d'inférer un quelconque processus intentionnel ou conscient. Le cadre de l'optimisation suppose que

⁵⁰⁹ Le cas le plus simple d'échantillonnage est celui dans lequel un organisme, confronté à deux parcelles ayant des taux d'approvisionnement différents mais constants (un bandit à deux bras), teste le rendement de chacune (Krebs, J. R., Erichsen, J., *et al.*, 1977). Il est aussi possible de décrire l'échantillonnage des parcelles de façon à tenir compte de la stochasticité de leur rendement et des phases d'interruption qui ponctuent l'approvisionnement (Dall, S. R. X., McNamara, J. M. et Cuthill, I. C., 1999).

l'animal agit strictement de manière à maximiser ses gains, son aptitude phénotypique. En d'autres termes, il ne décide de rien, mais il est apte à ajuster son comportement en fonction des variations de son état interne et des conditions environnementales. Il importe de noter que le type de décision dont il est ici question diffère considérablement de celui que tentaient de mettre en lumière Marian et Richard Dawkins dans l'abreuvement du poussin. En se penchant sur des unités de mouvement beaucoup plus simples que les stratégies dont il est ici question, les Dawkins se sont efforcés de mettre en lumière des décisions neurophysiologiques à l'aide d'une méthode probabiliste. Si, pour certaines portions de la séquence, les mouvements ont une forte prédictibilité, il s'agit d'instantanés où l'animal est décidé, où il n'hésite pas dans l'accomplissement de son mouvement. En revanche, dans le cadre de l'optimisation, les décisions se manifestent sous la forme de modulations de la stratégie adoptée (les mouches de Parker qui maintiennent un taux de gain maximal en étant toujours dans le meilleur compartiment de la parcelle), ou du choix de l'une des stratégies d'un répertoire.

Les stratégies d'histoire de vie et les syndromes comportementaux

La principale hypothèse derrière le cadre de l'optimisation est que l'organisme, dans une séquence d'actions ou une stratégie donnée, maximise son aptitude phénotypique. Mais le fait de montrer qu'un trait phénotypique est optimal dans un contexte particulier ne nous renseigne que très sommairement au sujet de la contribution du trait à l'aptitude phénotypique de l'organisme. Après tout, les organismes sont constitués de multiples traits qui, potentiellement, sont tous soumis au processus d'optimisation de la sélection naturelle. Deux difficultés pour la connaissance des formes vivantes et de l'évolution émergent alors⁵¹⁰. D'abord, puisque l'organisme forme un tout cohérent et non pas une collection de traits, il est inévitable que le processus d'optimisation d'un trait entre en conflit avec celui d'un autre trait. L'organisme représente alors un ensemble de compromis entre les divers traits qui participent à son aptitude. Ensuite, et c'est là un sujet auquel nous n'avons pas encore touché, les organismes n'apparaissent pas dans l'environnement sous leur forme

⁵¹⁰ Kozłowski, J., 1999, pp. 185-186.

adulte. Ils traversent tous une série d'étapes développementales qui, elles aussi, sont constituées de traits qui ont été soumis à la sélection naturelle. Le cadre structural de l'histoire de vie rend possible l'investigation des relations du phénotype d'un organisme avec les nombreuses dimensions qui façonnent son aptitude phénotypique. Plus rigoureusement, il permet l'investigation des relations des phénotypes d'une population d'individus avec l'aptitude phénotypique qui lui est associée. De la même façon que dans les autres cadres de l'approche structurale, les considérations relatives à l'organisme particulier cèdent la place à une conception populationnelle.

Avant de nous pencher directement sur ce qu'apporte le cadre des stratégies d'histoire de vie à la compréhension écologique du comportement animal, il importe d'en présenter brièvement la structure⁵¹¹. D'abord, toute espèce peut être décrite en regard du cycle de vie de ses membres, en regard de la façon dont ils naissent, grandissent, se reproduisent et meurent. Pour donner prise à l'investigation, le cycle de vie est décomposé en traits d'histoire de vie, c'est-à-dire en composantes du phénotype telles que le taux de croissance, la taille adulte, le taux de reproduction, l'âge de la première et de la dernière fécondation, la survie pendant la saison de reproduction, etc. Puisque ces différents paramètres peuvent varier à l'intérieur d'une population, le cadre considère que les différents phénotypes observés représentent des stratégies d'histoire de vie. Le parallèle avec les notions de tactique et de stratégie de la théorie évolutive des jeux n'est évidemment pas fortuit. Les stratégies d'histoire de vie constituent l'un des thèmes permettant d'interpréter les modèles de la théorie évolutive des jeux⁵¹². Nous ne nous attarderons pas sur cet aspect.

Nous allons plutôt nous intéresser à l'une des dimensions du cadre général de l'histoire de vie d'une espèce : les syndromes comportementaux⁵¹³. Dans ce contexte, un

⁵¹¹ Notre synthèse est directement inspirée de celle présentée dans Sinervo, B. et Clobert, J., 2008, pp. 136-137.

⁵¹² Brommer, J. E., 2000, reconstruit l'histoire des différents liens permettant d'associer l'aptitude phénotypique d'une espèce à son histoire de vie. La solution la plus satisfaisante à ses yeux est celle de la théorie des jeux.

⁵¹³ Le terme « personnalité » est également utilisé pour parler des syndromes (Brodin, T., 2009, p. 30).

syndrome implique que les « comportements animaux, à n'importe quel moment et dans n'importe quel contexte, doivent être considérés fonctionnellement comme des « clichés » d'une stratégie d'histoire de vie complète. »⁵¹⁴ Ainsi, selon cette conception, un comportement animal participe toujours d'une fonction comme rôle biologique, est déterminé par l'histoire de vie de l'organisme (son état au moment où le comportement est effectué), et contribue aussi à déterminer cette histoire (certains états ultérieurs de l'organisme). De façon plus précise, un syndrome comportemental est défini comme « [...] une série de comportements corrélés exprimée soit dans un contexte comportemental donné (des corrélations entre les comportements d'approvisionnement dans différents habitats) ou à travers des contextes différents (des corrélations entre des comportements d'approvisionnement, de reproduction, anti-prédateur et de dispersion). »⁵¹⁵ Par exemple, un phénotype d'une espèce d'araignée (*Agelenopsis aperta*) est plus rapide qu'un autre, aussi bien dans l'attaque de ses proies que dans l'attaque des intrus de son espèce⁵¹⁶. Dans ce cas, des éléments des comportements d'approvisionnement et de territorialité sont corrélés, constituant une unité comportementale, un syndrome. Les différences d'expression phénotypique de ce syndrome (plus agressif versus moins agressif pour les deux traits corrélés) sont appelées des types comportementaux⁵¹⁷. A l'aide de l'heuristique relativement simple que représente le syndrome, les heuristiques travaillent aussi bien à établir de nouvelles corrélations (de nouveaux syndromes), à explorer les conséquences écologiques et adaptatives de syndromes connus, qu'à élucider les mécanismes causaux sous-jacents qui limitent de la sorte la plasticité phénotypique de l'organisme. En regard de notre analyse de la notion de comportement animal, les questions de l'identification et de la plasticité des syndromes comportementaux présentent un intérêt tout particulier.

D'abord, la possibilité de corrélérer l'exécution d'une série de comportements⁵¹⁸ dans des contextes distincts, ou encore l'exécution de deux séries différentes de

⁵¹⁴ Dall, S. R. X., Houston, A. I. et McNamara, J. M., 2004, p. 737.

⁵¹⁵ Sih, A., Bell, A. M., *et al.*, 2004, p. 242.

⁵¹⁶ Riechert, S. E. et Hedrick, A. V., 1993.

⁵¹⁷ Sih, A., Bell, A. et Johnson, J. C., 2004, p. 372.

⁵¹⁸ Nous utilisons l'expression « série de comportements » par souci d'homogénéité avec la définition de Sih (2004), donnée plus haut. Plus loin, nous utiliserons un vocabulaire plus précis.

comportements, repose sur l'identification d'au moins une variable quantifiable dans chacun des termes à corrélérer. Ces variables non seulement circonscrivent le syndrome, mais elles établissent aussi les types comportementaux par lesquels le syndrome est instancié. Ainsi, le fait de corrélérer l'exécution d'une série de comportements à travers les stades de développement (des contextes différents) d'un organisme circonscrit un syndrome. Plus précisément, c'est la corrélation des variables d'intérêt à travers chacun des stades identifiés qui définit en quoi consiste le syndrome, et la partition des valeurs que peuvent prendre ces variables qui met en évidence des types comportementaux. Par exemple, pour établir si l'activité (le fait d'être actif) d'un organisme au stade larvaire est corrélée à l'activité au stade adulte, il importe de mesurer un degré d'activité (la variable) à chaque stade. Les différentes valeurs du degré d'activité de chaque stade sont ensuite partitionnées en deux groupes : très actif et moins actif. Si les organismes étudiés ont tendance à être dans le même état aux deux stades de leur développement, l'investigateur conclut à la présence d'un syndrome pouvant être décliné en deux types comportementaux, ou deux phénotypes : très actif et peu actif⁵¹⁹.

Si l'identification des contextes et des séries de comportements distincts posent assez peu de difficulté –pour l'investigateur, il ne s'agit pas de définir avec précision ce qu'il compare, mais de comparer des aspects pouvant être franchement distingués–, et si la corrélation chez l'individu des variables mesurées est une démarche commune en biologie, la formulation d'inférences à partir des corrélations observées soulève certaines interrogations. Un exemple contribuera à les rendre plus explicites. Chez le poisson zèbre (*Danio rerio*), une mesure du nombre de fois qu'un individu tente de mordre son reflet dans un miroir sert à quantifier son agressivité. Une autre mesure, celle du temps que l'individu passe hors d'un banc de congénères, est assimilé à une quantification de sa hardiesse (*boldness*). Le fait que ces deux traits soient corrélés (certains individus sont à la fois plus agressifs et plus hardis, alors que d'autres sont moins agressifs et moins hardis) sert à définir un syndrome de hardiesse-agression⁵²⁰. Dans la mesure où cette expression n'a qu'une fonction opérationnelle –elle sert à identifier une corrélation entre des variables

⁵¹⁹ Cet exemple simple est tiré de Brodin, T., 2009.

⁵²⁰ Moretz, J. A., Martins, E. P. et Robison, B. D., 2007, p. 4.

d'une certaine nature—, elle présente un intérêt heuristique important, notamment pour comprendre les mécanismes causaux (hormonaux ou génétiques) qui interviennent dans chacun des comportements de la série, ou pour établir des hypothèses concernant l'évolution du complexe de traits. Cependant, le syndrome ne représente qu'une description qu'il convient d'interpréter avec prudence. Ainsi, le fait que nous puissions attribuer le trait comportemental « hardi-agressif » à un groupe d'individus dont le succès reproducteur est plus élevé implique, au mieux, que la « hardiesse-agressivité » est corrélée à ce succès, et non pas qu'elle en serait une cause. La limite des interprétations légitimes d'un syndrome, catégorie qui est déjà elle-même le résultat de deux ou plusieurs interprétations de phénomènes observés (mordre un reflet atteste de l'agressivité, quitter le banc atteste de la hardiesse), permet d'entrevoir avec assez de clarté la frontière entre anthropomorphisme interprétatif et anthropomorphisme imaginatif ou heuristique dont nous avons traité à la section 6.3.

Ensuite, les syndromes comportementaux représentent un outil important pour comprendre l'intégration forte des comportements au sein d'un organisme. Non seulement ceux-ci sont-ils intégrés entre eux, constituant *le* comportement de l'espèce, mais ils sont aussi intégrés sur l'ensemble du cycle de vie de l'organisme. De plus, la délinéation de phénotypes discrets pour un syndrome particulier montre bien l'importance de considérer les divers compromis qui ont été inscrits dans l'organisme au fil de son histoire évolutive. Cela permet à l'investigateur d'envisager des variations héritables sur lesquelles la sélection naturelle peut avoir prise, et de s'intéresser au fait que la présence de ces variations peut être le résultat d'un équilibre précaire que maintient la diversité des conditions de vie, ou la plasticité de l'environnement.

Comme nous pouvons le constater, les syndromes comportementaux introduisent une nouvelle catégorie dans la conception du comportement animal en écologie comportementale. Il n'est pas anodin pour notre analyse que cette catégorie informe la notion de comportement sur un plan non méthodologique. En effet, l'identification de corrélations entre des comportements distincts rompt radicalement avec l'épistémologie propre aux approches phénotypiques que nous avons vues jusqu'à

maintenant. Alors que le comportement était jusqu'ici déconstruit en termes de fonctions comme rôles biologiques (un comportement de reproduction, d'approvisionnement, etc.), avec les syndromes, un autre type d'unité est introduit pour avancer dans la compréhension de l'organisation interne du comportement. Cette unité ne sert pas tant à décrire ce qui est observé (la séquence d'actions), ou à interpréter ce qui est observé comme une capacité de l'organisme (la fonction comme rôle biologique), qu'à identifier des structures organiques intégrées. Ainsi, les syndromes comportementaux ne circonscrivent pas une unité comportementale d'un nouveau type, mais ils désignent des principes de structuration sous-jacents à certains ensembles particuliers de comportements. La démarche épistémologique est en quelque sorte inversée. Dans le cadre structural de l'étude des syndromes, l'écologue ne décompose pas le phénomène observé en unités plus simples, mais il utilise plutôt des unités simples pour en établir une d'un niveau hiérarchique supérieur et de nature différente. Même si l'investigation des syndromes n'en est qu'à ses balbutiements –il est plus aisé d'établir des corrélations entre les phénomènes que de comprendre les mécanismes internes qui sont impliqués, ou les conséquences écologiques et évolutionnistes que posent ces nouvelles unités–, elle suggère néanmoins un angle intéressant pour intégrer les comportements aux autres éléments du phénotype des organismes, voire même à leur génotype.

Bien que ce projet soit en route, il n'en remorque pas moins les difficultés associées à la définition de la notion de comportement animal. L'une des questions qui nous paraît cruciale est celle de savoir quelles unités comportementales peuvent légitimement être utilisées pour établir les corrélations qui définissent les syndromes. Afin de s'assurer d'une certaine précision dans la mesure des variables, et afin d'éliminer le plus de facteurs confondants possibles, les écologues utilisent essentiellement des unités simples, de l'ordre de la séquence de mouvements (se déplacer) ou de la séquences d'actions (mordre son reflet). Cependant, l'interprétation de ces unités simples en termes plus généraux (l'activité, la hardiesse, l'agressivité, la libido, la réactivité, la rapidité, etc.) renvoie implicitement à des catégories hétérogènes d'un ordre supérieur. Par exemple, qu'ont en commun les syndromes comportementaux d'agressivité que partage l'araignée (qui attaque plus ou moins rapidement proies et concurrents) et le poisson zèbre (qui mord

son reflet un nombre plus ou moins élevé de fois) ? Ce flottement n'enlève rien à la force de chacune des corrélations, mais il invite certainement à réfléchir sur la définition des catégories utilisées.

Avant de quitter la conception structurale de l'approche phénotypique, il convient de faire rapidement le point de ce qu'elle suggère au sujet de la notion de comportement animal. D'abord, en permettant de dégager l'investigateur des démarches strictement mécanistes, l'approche structurale ouvre de tout autres perspectives sur le comportement. Le premier cadre que nous avons envisagé, celui de la sélection sexuelle, nous a permis de dégager une catégorie de comportement sexuel qui, bien qu'elle soit assez faible d'un point de vue ontologique, n'en demeure pas moins forte sur le plan épistémologique. Fondée à la fois sur les phénomènes observés en lien avec la reproduction et sur les conséquences de l'anisogamie représentées par les modèles mathématiques de la sélection sexuelle, la catégorie de comportement sexuel peut être nettement envisagée. Pour sa part, le cadre de l'optimisation admet une autre forme de partition du comportement. Les stratégies qu'il étudie sont de types hétérogènes, mais elles possèdent toutefois un point commun : elles sont appréhendées comme des adaptations. Dans les représentations issues des modèles d'optimisation, le caractère adaptatif du comportement est apprécié de façon strictement économique et sur le plan individuel. Dans celles que permet la théorie évolutive des jeux, la composante économique impliquée par le caractère adaptatif de la stratégie est conditionnée par un impératif de stabilité populationnel. Selon cette conception, une adaptation n'est pas seulement la stratégie la plus performante ; c'est la stratégie la plus performante qui se maintient dans la population. Le travail de l'écologue consiste alors à comprendre pourquoi les phénomènes ne sont pas aussi optimaux qu'ils pourraient l'être étant donné ce qui est observé. Le cadre de l'optimisation permet de distinguer trois catégories de comportements de poids assez faible : les adaptations, les adaptations partielles ou imparfaites, et les comportements non adaptatifs. Un autre apport intéressant de l'optimisation, que nous aurions pu aussi introduire dans le cadre de la sélection sexuelle (notamment avec le thème du choix de partenaire sexuel), est l'introduction de la notion de décision. Cela n'est probablement pas le cas pour toutes les adaptations présumées du comportement, mais celles qu'identifie le cadre de l'optimisation

impliquent toutes que l'animal puisse ajuster sa conduite en regard de son état et des conditions environnementales. Parce que le cadre économique postule des organismes aux prises avec des coûts et des gains, la possibilité que ceux-ci adoptent le compromis approprié à leur contexte implique nécessairement une prise de décision, une priorisation des informations dont disposent les individus. Le fait que l'organisme puisse utiliser de l'information, et la façon dont il l'utilise, ouvrent sur un domaine d'investigation très vaste que nous n'abordons pas. Finalement, le cadre des stratégies d'histoire de vie et des syndromes comportementaux montre que le comportement n'est pas en tout point plastique. Il permet également de comprendre pourquoi un comportement peut ne pas être optimal en toutes circonstances. Face à des pressions de sélection fluctuantes, aussi bien dans le temps que dans l'espace, et face aux contraintes qu'impose l'organisation biologique du comportement, le polymorphisme des types comportementaux semble être la réponse adaptative la plus adéquate.

De plus, en montrant que des unités du comportement en apparence indépendantes sont en fait corrélées, le cadre des syndromes invite l'écologue à insérer une perspective holiste dans son appréciation du comportement. Néanmoins, la démonstration qu'un tel changement d'attitude est désirable manque encore de force à l'heure actuelle. En s'efforçant d'établir que nombre d'aspects du comportement sont hautement intégrés sur un plan organique, les investigateurs qui endossent le cadre des syndromes ont recours à des catégories opérationnelles abstraites et hétérogènes qui demandent à être légitimées.

7.5 L'approche comparative

De la même façon que le passage de l'approche adaptationniste à l'approche structurale représentait un changement de perspective –de l'individu à la population–, le passage de l'approche phénotypique à l'approche comparative implique une transition similaire : l'investigation du comportement animal délaisse les individus et les populations pour le taxon d'espèce. Cependant, comme nous le verrons dans ce qui suit, ce passage d'un niveau d'analyse à l'autre se déroule en deux moments. Dans le premier, l'approche comparative s'inscrit en continuité directe avec l'approche phénotypique. Dans

le second, alors que la comparaison se fait non plus qualitative mais quantitative, et la rupture entre les deux grands types d'approches est plus marquée.

La forme la plus simple de l'approche comparative est donc de nature qualitative. Dans l'étude du comportement animal, son objectif général est de mettre en évidence des corrélations entre un aspect du comportement et une caractéristique écologique, ou entre deux aspects différents du comportement. Les travaux de Tinbergen peuvent servir, une fois de plus, à illustrer le type de démarche dont il est question. Bien que nous ayons analysé plusieurs facettes de l'expérience sur l'enlèvement des fragments de coquille, nous n'avons pas abordé l'un des éléments clefs de la démarche de l'éthologue : une observation de portée comparative. En effet, ce qui incite Tinbergen à s'intéresser de plus près à cette séquence d'actions particulière chez la mouette rieuse, est la constatation de son absence chez une espèce proche, la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). Alors que la mouette rieuse transporte les fragments de coquille à une certaine distance de son nid, la mouette tridactyle, qui niche dans les falaises, ne les manipulent pas : les fragments sont laissés dans le nid jusqu'à ce qu'un mouvement accidentel les y expulse⁵²¹. Avec le souci d'expliquer cette différence de comportement, Tinbergen émet l'hypothèse que le fait d'éloigner les objets visibles du nid est une adaptation pour les espèces qui nichent au sol, celles construisant leur nid sur une falaise n'étant pas exposée au même risque de prédation. C'est donc l'hypothèse d'une adaptation anti-prédateur qu'il vérifie avec sa série d'expériences.

Comme l'illustre cet exemple, la méthode comparative qualitative sert à inférer des hypothèses concernant le caractère adaptatif d'un phénomène. En contrastant un comportement chez deux espèces, la méthode permet de corréler certaines des différences observées à une caractéristique propre à l'environnement de chacune d'elles. Ainsi, pour les mouettes rieuse et tridactyle, le type d'environnement où est construit le nid est corrélé avec l'intensité de la prédation des œufs et, par conséquent, avec la présence d'un comportement anti-prédation. Evidemment, la comparaison de deux espèces ne permet pas d'attester de la force de la corrélation entre les traits comportementaux et écologiques.

⁵²¹ Cullen, E., 1957, p. 288.

D'ailleurs, une investigation à caractère mécaniste comme celle de Tinbergen montre le caractère adaptatif du comportement de la mouette rieuse sans véritablement utiliser un argument comparatif. En fait, le seul moyen de confirmer que l'association des traits comportementaux et écologiques n'est pas fortuite, et d'utiliser cette hypothèse pour identifier une adaptation sans entreprendre d'investigation mécaniste, est de multiplier les observations d'espèces différentes. De façon générale, plus élevé est le nombre de fois où un trait comportemental est observé dans des conditions similaires chez des espèces différentes, plus il est plausible qu'il s'agisse d'une adaptation à ces conditions écologiques. La convergence de multiples observations sert à valider l'hypothèse. Une nuance doit cependant être apportée concernant le fonctionnement de cette démarche. En effet, pour que la corrélation de deux traits puisse légitimement servir à l'élaboration d'inférences adaptationnistes, il importe que les espèces utilisées ne soient pas liées par un taxon phylogénétique. Dans ce cas de figure, il ne serait pas possible de déterminer si l'association des traits dans les espèces phylogénétiquement proches relève de leur histoire évolutive commune (ce qui est considéré comme de l'inertie évolutive) ou de leur évolution indépendante dans des contextes écologiques similaires. Seul le deuxième de ces cas sert à appuyer la corrélation de nature qualitative. Pour revenir à la démarche de Tinbergen, l'observation d'espèces d'oiseaux différentes a permis de confirmer que les espèces nichant au sol sont plus sujettes à la prédation que les espèces nichant sur les falaises, confirmant le bien fondé de l'hypothèse du caractère adaptatif du comportement d'enlèvement⁵²².

La seule façon de générer des inférences rigoureuses à partir de la comparaison de deux traits, tout en prenant en compte des espèces phylogénétiquement proches, est d'utiliser une méthode comparative quantitative. Plusieurs types de méthodes permettent à l'investigateur de procéder selon cette ligne et toutes dépendent de la disponibilité d'une phylogénie des espèces considérées. Dans le seul but de progresser dans notre analyse de la notion de comportement animal, nous en retiendrons deux grands groupes. Le premier de ceux-ci peut être identifié comme étant le groupe des méthodes corrélationnelles. La principale utilité de celles-ci consiste à établir le degré d'association de deux variables (ou plus) d'intérêt dans les espèces actuelles. Un exemple permet d'illustrer sommairement le

⁵²² Hailman, J. P., 1965.

genre de méthode dont il est question. Cuervo, J. et Møller, A. (1999) ont conduit une analyse afin d'établir si, à l'image de ce qui est généralement assumé, le taux de variation des caractères sexuels secondaires est plus rapide que le taux de variations de caractères morphologiques. Pour ce faire, ils utilisent un arbre phylogénétique de 70 espèces d'oiseaux dont le plumage constitue un caractère sexuel secondaire. Pour chacune des espèces, ils considèrent des mesures d'un caractère sexuel secondaire (par exemple la longueur d'une plume de la queue) ainsi que des mesure d'un trait morphologique (la taille de l'aile ou du tarse), et ce pour les deux sexes. Ils entreprennent alors d'établir des contrastes pour chacun des caractères⁵²³. Les diverses analyses statistiques qu'ils effectuent montrent que la différence entre les taux de divergence des caractères sexuels secondaires et des caractères morphologiques est peu significative sur l'ensemble des espèces considérées⁵²⁴. Ce qui implique donc que les deux types de traits ont, pour l'essentiel, co-évolués. A partir de ce type de résultats, les auteurs peuvent alors suggérer des hypothèses concernant le coût de la production et du maintien des caractères sexuels secondaires.

Le second groupe de méthodes comparatives quantitatives est celui des méthodes directionnelles. Il consiste en méthodes qui permettent de tester la corrélation de deux traits et, surtout, d'établir dans quel ordre ces traits apparaissent dans un arbre phylogénétique. L'information phylogénétique disponible influence donc considérablement la portée des conclusions formulées. L'exemple sur lequel nous désirons nous attarder concerne l'évolution de la reproduction coloniale et la vie dans un habitat marin⁵²⁵. Pour conduire leur investigation, Cécile Rolland et ses collaborateurs ont à leur disposition une phylogénie de 320 espèces d'oiseau, et les informations nécessaires pour établir si chacune

⁵²³ Un contraste est établi en soustrayant les valeurs mesurées pour un caractère entre les espèces possédant un ancêtre commun. Ensuite, et de façon simplifiée, des contrastes supplémentaires sont établis entre les valeurs inférées (valeurs moyennes des espèces actuelles) aux ancêtres possédant eux-mêmes un ancêtre commun. Cette procédure est répétée pour l'ensemble de la phylogénie. Une phylogénie comportant 70 espèces permet donc de mesurer 69 contrastes indépendants. Une régression linéaire de ces valeurs permet d'attester de la constance et de l'importance de la divergence d'un caractère. Ensuite, il est possible d'évaluer si les contrastes établis pour un trait varient de façon corrélée aux contrastes établis pour un autre trait. Si c'est le cas, les deux traits ont divergé de façon parallèle (Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A., 2008, pp. 90-91).

⁵²⁴ Cuervo, J. et Møller, A., 1999, p. 297. L'interprétation donnée par les auteurs est plus nuancée. Nous la simplifions pour ne pas inutilement obscurcir notre propos.

⁵²⁵ Rolland, C., Danchin, E. et de Fraipont, M., 1998. Cet exemple est présenté de façon synthétique dans Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A., 2008, pp. 90-93.

d'elles est marine ou terrestre, et si leur reproduction est coloniale ou solitaire. De façon très simplifiée, les auteurs effectuent un ensemble de tests statistiques qui ont pour objectif d'établir lequel de deux scénarios donne une meilleure représentation des données : est-ce que les deux traits (reproduction coloniale/solitaire et vie marine/terrestre) ont évolué de façon indépendante ou de façon corrélée ? Une fois attestée l'évolution corrélée des deux traits, ils procèdent ensuite à un test de contingence et de précedence sur les deux traits, ce qui leur permet d'estimer l'ordre dans lequel ceux-ci ont évolué. Les résultats montrent que, contrairement aux hypothèses classiques, l'évolution de la reproduction coloniale a précédé l'évolution de la vie en milieu marin chez les oiseaux.

Concernant la notion de comportement animal, les trois méthodes de l'approche comparative font ressortir une conclusion forte, quoique maintenant particulièrement évidente à ce stade de notre analyse : le comportement animal est résolument une caractéristique spécifique. Il n'est pas spécifique en vertu des différentes classes d'organisme que nous pouvons observer de façon empirique dans la nature, mais en raison de la structure rationnelle de l'outil que l'investigateur utilise pour l'appréhender. Les phylogénies exploitées, positivement dans les méthodes quantitatives et négativement dans la méthode qualitative, constituent le socle à partir duquel les inférences concernant le caractère adaptatif ou l'histoire évolutive d'un trait sont effectuées. C'est l'unité « espèce » qui, d'abord, soutient les corrélations entre les traits comportementaux. C'est aussi elle, à travers les phylogénies dans lesquelles elle s'inscrit, qui confère une identité forte aux traits phénotypiques, et a fortiori aux traits comportementaux, présents dans des espèces partageant une partie de leur histoire évolutive. Il importe d'insister sur cette remarque critique. Si l'espèce délimite la propriété qu'est le comportement spécifique, elle sert également à circonscrire la classe des traits comportementaux spécifiques. Or, non seulement des items de cette classe sont partagés par les lignées évolutives mais, aussi, plusieurs d'entre eux peuvent également être identifiés à travers des lignées évolutives distantes. Il n'est pas certain que la possibilité de distinguer les homologies des homoplasies soit d'un grand secours pour éclairer la notion de comportement animal. Cette distinction peut conférer une légitimité aux inférences phylogénétiques effectuées dans un contexte d'investigation particulier, mais elle ne résout pas les difficultés de définition qui

nous intéressent. Dans l'approche comparative comme dans l'approche phénotypique, la notion de comportement repose sur les critères employés pour cerner les traits comportementaux. Comme Richard Richards, R. (2003) le montre, il n'existe pas de méthode univoque pour procéder à l'individuation des caractères sur lesquels s'appuient les inférences phylogénétiques.

De fait, l'approche comparative bénéficie d'une très vaste gamme de types de caractères se prêtant à la comparaison. Non seulement peut-elle avoir recours aux caractères utilisés dans la construction originale de la phylogénie –ces caractères sont la plupart du temps morphologiques, quoique les marqueurs génétiques gagnent rapidement en popularité⁵²⁶–, mais elle peut aussi projeter sur la phylogénie un vaste ensemble de caractères présentant un intérêt pour la connaissance du comportement. C'est ce dont témoigne l'étude Rolland et collaborateurs : le milieu de vie et le type de reproduction des oiseaux ne sont pas des catégories utilisées dans la construction de la phylogénie. Aussi, qu'il s'agisse de catégories aussi générales que le type de reproduction (coloniale ou solitaire) ou de régime alimentaire (carnivore, herbivore, omnivore), de catégories plus directement mécanistes telles que les séquences d'actions (l'enlèvement des fragments de coquille) ou les séquences de mouvements (mouvements de lissage des plumes), de catégories économiques impliquant des stratégies optimales ou des stratégies alternatives, ou encore de catégories d'histoire de vie telles que les paramètres démographiques (âge de première reproduction) et développementaux (longueur du cycle de vie) ou la présence de syndromes particuliers, l'approche comparative peut exploiter toutes les unités susceptibles d'être repérées chez des espèces différentes. Le nombre d'espèces utilisées, ainsi que leur proximité phylogénétique, déterminent le type et la plausibilité des inférences que l'écologue peut prétendre formuler.

Par ailleurs, les exemples que nous avons évoqués pour décrire les deux groupes de méthode comparative quantitative invitent à formuler une seconde remarque. Les traits

⁵²⁶A propos de l'usage des caractères comportementaux pour la construction de phylogénies, voir Wenzel, J. W., 1992, de Queiroz, A. et Wimberger, P. H., 1993, et Grandcolas, P., Deleporte, P., *et al.*, 2001.

phénotypiques retenus⁵²⁷ dans l'approche comparative peuvent être de nature aussi bien discrète que continue. Cette dichotomie apparaît clairement dans les phylogénies utilisées : un trait comportemental peut être une unité discrète qui apparaît et disparaît dans les différentes ramifications de l'arbre ou, s'il s'agit d'une unité possédant une valeur continue, la quantité qui lui est associée peut fluctuer. Cela pose une question essentielle au sujet de l'étude du comportement. En effet, est-ce que l'appréciation du caractère discret/continu d'un trait relève simplement du type de démarche sollicitée pour son investigation, ou ne relève-t-il pas aussi de la nature même du phénomène étudié ? En regard de l'analyse que nous avons conduite jusqu'à maintenant, et en regard de la difficulté même qu'impose une définition du comportement animal, il semble plutôt que la dichotomie trait discret/trait continu relève surtout des catégories que construisent implicitement les écologues. Les méthodes, comparatives ou autres, n'ont pas vocation à qualifier ou à catégoriser les phénomènes. Elles n'ont pas de fonction classificatoire ou ontologique. C'est plutôt nos catégories qui rendent possibles la conception et l'usage de méthodes particulières. Par exemple, le fait de nous représenter un phénomène selon un impératif économique permet d'identifier des « stratégies » comportementales ou d'histoire de vie alternatives ou concurrentes, des comportements optimaux, des comportements corrélés par une contrainte économique, etc. En fait, toutes ces catégories semblent dépendre de la connaissance d'arrière-plan mobilisée pour appréhender l'organisme. Nous serons évidemment amenés à revenir sur ce sujet avant la fin de notre travail.

7.6 L'approche par réduction

La dernière grande approche utilisée dans l'investigation du comportement animal demeure sans doute la plus difficile à circonscrire précisément. Pour entamer notre analyse, il semble donc opportun de rendre explicites les limites des approches que nous avons présentées jusqu'à maintenant. D'abord, si les démarches phénotypiques

⁵²⁷ Nous pouvons difficilement considérer la mesure de caractères sexuels secondaires comme un trait comportemental, même si la relation entre les deux est évidente. L'usage de la méthode des contrastes, l'une des méthodes corrélatives les plus simples à exposer, est assez peu développé dans l'investigation de traits comportementaux. Par exemple, les analyses visant à corréler l'évolution du degré d'activité de larves d'anoures (grenouilles, rainettes et crapauds), attestée par l'approvisionnement et les mouvements en présence de prédateurs, avec le type de milieu de vie engendrent des résultats complexes et ambigus, peu propice à une présentation succincte (Richardson, J. M. L., 2001 et Richardson, J. M. L., 2002).

adaptationnistes enrichissent en hypothèses et en questions mécanistes l'investigation de l'organisation immédiate du comportement, elles demeurent toutefois étroitement dépendantes de ce qui est connu au sujet de l'organisme. Plus précisément, l'identification des caractères adaptatifs dépend dans une large mesure de la connaissance des mécanismes causaux impliqués dans le phénomène observé, et de la capacité de l'écologue à manipuler ces mécanismes à l'aide d'hypothèses contrefactuelles. Nous avons vu que cette approche impose d'importantes limites. La plus évidente d'entre elles tient à la fragilité des inférences à caractère adaptationniste formulées à propos de systèmes de phénomènes complexes. Certes, nous avons pu apprécier que les approches phénotypique structurale et comparative pallient en partie à cette difficulté. La première dévoile des adaptations parce qu'elle confère à l'écologue la possibilité de se représenter, au niveau de l'individu ou de la population, les conséquences de phénomènes adaptés complexes. Le fait que des stratégies puissent être décrites comme optimales (ou quasi optimales) et stables présente un indice fort du caractère adaptatif de certains de leurs mécanismes. Par exemple, la distribution des mouches de Parker autour de la bouse n'atteste pas d'une adaptation du groupe, mais plutôt qu'un aspect du comportement des mâles de cette espèce constitue la solution à un problème évolutif, qu'il s'agit d'une adaptation. L'approche structurale n'informe pas l'investigateur au sujet des mécanismes participant de l'apparent caractère adaptatif des « décisions » prises par chacun des mâles. Le modèle de Parker n'intègre que les données et les mécanismes biologiques nécessaires à la description de la structure équilibrée. Ensuite, l'approche comparative met en place une perspective interspécifique qui permet d'inférer des adaptations. Dans la mesure où un trait phénotypique est semblable chez différentes espèces, et que celles-ci partagent par ailleurs certaines caractéristiques supplémentaires, il est possible d'établir des corrélations entre certains traits. Par exemple, le fait de constater que la colonialité est étroitement associée à la reproduction en milieu marin –plus de 98% des oiseaux marins se reproduisent en colonies⁵²⁸– invite à élaborer une explication ou, à tout le moins, à formuler des hypothèses. A ce titre, l'une des conclusions qui découlent des travaux de Rolland est que la reproduction coloniale n'est pas une réponse adaptative à la difficulté de la vie en milieu marin⁵²⁹.

⁵²⁸ Rolland, C., Danchin, E. et de Fraipont, M., 1998, p. 514.

⁵²⁹ Ibid., p. 525.

L'autre grande limite de l'approche adaptationniste réside dans le fait qu'elle ne considère que ce qui est actuel, c'est-à-dire les résultats de processus sélectifs passés. Elle ne permet pas d'appréhender les processus d'évolution contemporains. L'approche comparative partage cette importante contrainte. Elle ouvre une fenêtre sur l'histoire évolutive de certains traits, mais elle ne donne pas accès à l'investigation de l'évolution actuelle des comportements. C'est sans doute le type de connaissance que génère l'approche structurale qui met le mieux en valeur l'approche par réduction. En effet, nous avons vu que cette approche permet d'établir des descriptions précises de phénomènes comportementaux complexes, et d'apporter, à l'aide de raisonnements économiques et/ou populationnels, certaines explications quant aux mécanismes de leur évolution. D'une part, elle est utilisée pour décrire les phénomènes comportementaux à l'aide d'une compréhension économique et, d'autre part, elle permet de comprendre les trajectoires évolutives possibles étant donné les paramètres attribués à un système de phénomènes effectivement observé ou plausible. Les modèles d'évolution par la sélection sexuelle, tout comme le cadre plus général de la théorie évolutive des jeux, n'ont pas d'autre objectif que d'éclairer les processus d'évolution ayant engendré les formes et les comportements spécifiques que nous observons aujourd'hui.

Bien qu'il soit considérable, cet apport n'en demeure pas moins limité par la nature même de l'approche structurale. En effet, selon celle-ci, l'investigation et l'explication portent essentiellement sur l'évolution possible de systèmes de relations (stratégie économique-environnement, stratégie économique-stratégie économique, stratégie « femelle »-stratégie « mâle »), et non sur leur évolution actuelle. C'est une chose d'élaborer la représentation du processus d'évolution susceptible d'avoir généré les caractéristiques d'un organisme vivant particulier. Cela en est une tout autre que de se pencher sur le processus d'évolution dans lequel celui-ci est présentement intégré. Les deux démarches sont méthodologiquement disjointes, mais demeurent cependant complémentaires dans la perspective évolutionniste. L'approche par réduction désigne en quelque sorte la face plus empiriste de cette perspective. D'une part, elle puise dans l'étude des organismes les données qui permettent de tester la pertinence des hypothèses et

l'adéquation des descriptions structurale et, d'autre part, elle participe de l'arrière-plan de connaissances à partir duquel les modèles d'évolution sont construits.

Le cadre de l'étude des stratégies d'histoire de vie et des syndromes comportementaux expose encore plus clairement le lien entre l'approche structurale et l'approche par réduction. En effet, l'investigation des stratégies et syndromes achoppe précisément sur les détails qui permettent d'expliquer ce qui structure le cycle de vie et le comportement de l'organisme. Certes, il demeure possible de mettre en évidence leur forme, et les contraintes que celles-ci admettent, mais sans une meilleure compréhension des mécanismes causaux et des éléments de déterminations sous-jacents, il demeure difficile d'apprécier les processus d'évolution dans lesquels les stratégies d'histoire de vie et les syndromes comportementaux sont impliqués.

L'une des démarches associées à l'approche par réduction consiste précisément à investiguer les fondements, aussi bien neuronaux, hormonaux que génétiques, de ses corrélations entre deux ou plusieurs traits phénotypiques. A l'heure actuelle, l'ensemble des travaux reste principalement orientés selon l'axe « corrélations de traits comportementaux – sécrétions hormonales – génotypes », et la plupart d'entre eux ne font intervenir que l'un ou l'autre des niveaux hormonal ou génétique. Cependant, il importe de comprendre que ces deux niveaux de détermination du comportement participent d'un seul et même schème explicatif. Parce que les très nombreuses hormones participent d'interactions diverses dans l'ensemble de la physiologie des organismes, il n'est guère étonnant que plusieurs d'entre elles modulent la co-variation de traits phénotypiques et comportementaux, à travers des effets pléiotropiques⁵³⁰. Néanmoins, et bien que leurs concentrations dans l'organisme soient influencées par divers facteurs environnementaux, les hormones et les récepteurs qui leurs sont associés demeurent l'expression de gènes⁵³¹. Ainsi, pour progresser dans la compréhension de la nature d'un syndrome et de la variance qu'il admet, informations

⁵³⁰ Sih, A., Bell, A. et Johnson, J. C., 2004, p. 375.

⁵³¹ Par exemple, Ducrest, A.-L., Keller, L. et Roulin, A., 2008, s'intéressent aux effets pléiotropiques des hormones impliquées dans la coloration plus foncée (due à la mélanine) de certains organismes. Ils visent ainsi à démontrer que la différence de coloration est effectivement corrélée à plusieurs variations phénotypiques importantes (sur le comportement sexuel, l'agressivité, la réponse au stress, le système immunitaire et l'homéostasie énergétique), constituant ainsi un syndrome comportemental.

critiques pour s'intéresser à son évolution, l'écologue doit se pencher sur la structure du génotype et sur la constitution génétique du phénomène⁵³².

Comme l'illustrent Dingemane, N. J., Both, C. *et al.* (2004), il est possible d'étudier un processus de sélection en cours dans une population naturelle. Pour ce faire, il importe de circonscrire un trait phénotypique qui admet une certaine variabilité et qui peut être quantifié. Il peut s'agir de la variabilité associée à un trait simple, ou à un ensemble de traits corrélés comme dans le cas des syndromes. Ensuite, pour évaluer l'existence d'un processus de sélection, l'investigateur doit établir deux faits. D'abord, il doit s'assurer que le trait sujet à variation possède une certaine héritabilité, c'est-à-dire qu'il est non seulement héritable mais, aussi, que la variance du phénotype (la gamme des variations phénotypiques dans la population) l'est également. Cette première considération permet de distinguer partiellement entre les parts génétique et environnementale de la variance. Seule une démarche génétique quantitative préalable permet d'obtenir cette information cruciale. Ensuite, lorsqu'il dispose d'une estimation de l'héritabilité du trait, l'investigateur peut entreprendre de mesurer la valeur sélective associée aux divers phénotypes que comporte le trait. Par exemple, Dingemane et ses collaborateurs mesurent le taux de survie des adultes d'une saison de reproduction à l'autre, ainsi que le nombre des jeunes produits par couples qui survivent jusqu'à leur reproduction. Ces deux données leur permettent d'évaluer la sélection qui s'exerce sur chacun des deux types comportementaux (les deux phénotypes du syndrome) qu'ils ont identifiés⁵³³. Ils montrent ainsi que la variance importante du trait, et

⁵³² La différence entre ces deux expressions est importante puisqu'elle distingue des connaissances et les méthodes employées pour les acquérir. La **démarche génétique quantitative**, la plus ancienne, consiste à effectuer des croisements entre individus aux phénotypes différents (populations sélectionnées artificiellement, populations naturelles, populations ayant subi un protocole de mutagenèse) et de prendre la mesure de traits phénotypiques résultants (van Oers, K., de Jong, G., *et al.*, 2005, pp. 1197-1202). Il est alors possible d'apprécier si la variation génétique est soumise à des effets additifs, des effets de dominance, des effets maternels, de l'hétérozygotie, un déterminisme monogénétique (très rare), etc. Ces informations nous renseignent sur la façon dont le trait phénotypique est corrélé avec la structure du génotype. Elles ne permettent pas d'identifier une séquence de la molécule d'ADN. C'est ce que rend possible la **démarche génétique moléculaire**, notamment l'étude des locus de caractères quantitatifs (*quantitative trait locus – QTL*). Elle donne la possibilité d'estimer le nombre de gènes affectant un trait, d'établir leur position approximative sur les chromosomes et de comprendre leurs liaisons génétiques (*linkage*) et leurs interactions (Boake, Christine R. B., Arnold, Stevan J., *et al.*, 2002, pp. S147-S149).

⁵³³ Dingemane *et al.* étudient le syndrome « exploration » chez la mésange charbonnière (*Parus major*). Ils quantifient ce syndrome en mesurant le nombre de vols et de sauts de chaque individu pendant les 2 premières minutes de son séjour individuel dans un environnement artificiel.

son maintien dans la population naturelle, est corrélée à la fluctuation régulière de facteurs environnementaux. Il y a bien une sélection qui s'exerce sur le trait étudié et, comme celle-ci change de direction d'une saison de reproduction à l'autre, les deux phénotypes sont maintenus dans la population.

La nécessité de faire appel à une démarche génétique quantitative pour étudier un processus de sélection en cours ne signifie aucunement que le comportement d'un organisme est strictement déterminé par son génotype. Même les éthologues classiques ne défendaient pas une telle idée, limitant le déterminisme génétique aux coordinations héréditaires que sont les instincts. De la même façon, l'héritabilité d'un trait, donnée indispensable pour qu'un phénomène de sélection naturelle ou de dérive génétique puisse être apprécié, permet seulement d'évaluer quelle proportion de la variation observée dans la population est causée par des variations du génotype. En tant que l'héritabilité est une estimation de la variance génétique, elle ne permet aucunement d'inférer le rôle causal du génotype sur la détermination d'un trait. Un trait phénotypique peut posséder une haute héritabilité, ses variations peuvent être essentiellement soumises aux variations génétiques, et n'en demeurer pas moins en partie déterminé par l'environnement⁵³⁴. Etant donnée la complexité et la diversité du comportement animal, cela ne pouvait être une très grande surprise.

Pour autant, l'approche par réduction n'en démontre pas moins le rôle fondamental de la constitution génétique des organismes dans les comportements que l'écologue observe. Bien sûr, et c'est ce qui la distingue de l'approche strictement mécaniste, l'approche par réduction ne fait qu'établir des corrélations entre des traits définis avec une plus ou moins grande précision et un niveau d'organisation inférieur. Les connaissances actuelles ne donnent pas encore la possibilité de construire la totalité du réseau causal auquel participent les niveaux génétique et comportemental. Si la considération du rôle de certaines hormones permet dans plusieurs cas d'élaborer un palier médian entre le génotypique et le phénotypique, rendant possible des corrélations plus fines, elle ne précise le réseau causal que dans une mesure limitée. Plus précisément, elle

⁵³⁴ Visscher, P. M., Hill, W. G. et Wray, N. R., 2008, p. 257.

n'apporte que peu d'information au sujet des deux principales barrières auxquelles se heurte l'investigation du comportement animal. En effet, pour comprendre l'élaboration du phénotype de l'organisme (et a fortiori de son comportement) à partir de sa constitution génotypique, il semble essentiel de franchir la barrière du développement. Or, à l'heure actuelle, l'investigation des processus développementaux concernent essentiellement deux thèmes : les mécanismes impliqués dans la détermination des plans d'organisation et de certains traits morphologiques, et les perturbations neurocomportementales induites par l'exposition à des agents pharmacologiques pendant le développement. Ces deux thèmes se situent sur des territoires que l'écologie comportementale se limite pour l'instant à contempler, en attendant d'avancées susceptibles de contribuer à sa pratique. L'autre barrière se dressant entre les considérations génotypiques et comportementales est celle de la neurologie. Les relations, d'une part, entre le génome et l'activité neuronale et, d'autre part, entre cette activité et le comportement animal, participent d'un chantier dans une large mesure étranger à l'écologie. Ces deux difficultés définissent le cadre à l'intérieur duquel opère l'approche par réduction de l'écologie comportementale.

Cependant, en regard de la notion de comportement animal, l'approche par réduction n'en appelle pas moins certaines remarques importantes. D'abord, et cela est moins anodin qu'il n'y paraît, elle inscrit définitivement le comportement dans un horizon matérialiste. Si l'approche phénotypique mécaniste tendait déjà vers cette direction, en permettant de déconstruire le phénomène en unités de niveaux d'organisation inférieurs et en mécanismes causaux, l'approche par réduction va plus loin. Elle suggère, à travers l'étude de corrélations, que le comportement peut être causalement décomposé jusqu'au niveau fondamental où les individus biologiques sont distingués, c'est-à-dire celui du génome⁵³⁵. Les autres approches suggèrent une telle relation entre le comportement et le génotype –le cadre de la sélection sexuelle en construisant des modèles d'évolution des caractères sexuels d'une part, et en formulant des hypothèses ayant pour fondement l'anisogamie d'autre part ; la théorie évolutive des jeux en utilisant l'hypothèse de l'invasion de stratégies mutantes, suggérant de façon plus ou moins implicite l'occurrence de mutations génétiques ; le cadre des stratégies d'histoire de vie et des syndromes

⁵³⁵ Ce qui peut être plus simplement identifié comme un individu génétique (Wilson, J., 1999, pp. 60-66).

comportementaux, en assumant l'instanciation matérielle des compromis et des corrélations observées—, mais c'est l'approche par réduction qui l'utilise et, par là, qui en apporte une confirmation. Le comportement animal, quelle que soit la définition exacte que nous pouvons lui attribuer, peut être au moins partiellement réduit à la séquence d'une molécule d'ADN. Ce sont ces unités matérielles qui donnent prise aux considérations évolutives en servant de support à l'hérédité, et en expliquant une partie de l'origine des variations observées dans le phénotype.

Aussi, l'approche par réduction renseigne de façon critique les éventuelles définitions de la notion de comportement animal. Bien qu'il soit difficile, voire impossible, de rigoureusement distinguer une fraction « comportement » de l'ensemble du phénotype d'un organisme, l'association de cette dernière au génotype n'en reste pas moins évidente. La conception *du* comportement spécifique s'accommode donc particulièrement bien d'une référence au génotype. D'une part, la référence au génotype assure l'identité du comportement d'une espèce —chaque espèce possède un génotype et un comportement— et, d'autre part, elle confère une unité de type à la catégorie de comportement. Selon cette acception, le comportement de deux espèces radicalement différentes pourrait être décrit à l'aide d'un vocabulaire commun puisqu'il repose sur le même type de support moléculaire. Cette orientation pose cependant une difficulté de taille pour l'élaboration d'une définition spécifique du comportement. En effet, puisque l'une des caractéristiques de la compréhension génotypique du comportement est d'admettre l'héritabilité des traits, c'est-à-dire de reconnaître l'hérédité de la variance génétique et de la variance phénotypique, il s'avère problématique d'établir une définition spécifique et particulière du comportement par la correspondance avec le génotype lui étant associé. Le comportement de l'espèce, avec les variations et le dimorphisme sexuel qu'il admet, serait alors défini par un terme qui est lui-même variable et dimorphe.

Une façon de maintenir la définition spécifique du comportement à l'aide du génotype serait de considérer que le comportement d'une espèce correspond à un génotype, *modulo* un espace des variations génétiques propre à l'espèce. Mais alors, comment statuer au sujet de la taille de cet espace de variations ? Les effets combinés de la sélection

naturelle et de la dérive génétique ne risquent-ils pas de progressivement modifier le génotype de sorte que le comportement de l'espèce, après plusieurs générations, diffère considérablement du comportement apprécié au départ et ce, sans qu'il ne soit possible, à aucun moment de la généalogie, d'opérer une distinction franche entre deux comportements spécifiques ? Le problème de définition d'une notion spécifique de comportement semble donc être, d'abord et avant tout, un problème de définition de la notion d'espèce.

L'un des moyens de circonscrire cette difficulté définitionnelle consiste à adopter la définition de l'espèce proposée par Michael Ghiselin, M. T. (1974, p. 538), à savoir que « les espèces sont les unités les plus complètes de l'économie naturelle qui admettent une compétition reproductive entre leurs parties. » Cette conception identifie l'espèce à un « noyau généalogique »⁵³⁶ dans lequel les membres de l'espèce sont les parties qui se reproduisent de façon différentielle. Puisque cette reproduction différentielle des individus instancie la reproduction différentielle des génotypes, elle admet de facto l'effet des processus d'évolution sur le génotype des organismes. Cette notion d'espèce semble donc appropriée pour maintenir une correspondance entre le comportement spécifique et le génotype sur un plan macroévolutif. Néanmoins, sur un plan microévolutif la correspondance ne peut être que beaucoup plus faible. Les populations isolées d'une même espèce peuvent présenter des différences génétiques suffisamment importantes pour que l'expression de leurs comportements présente elle aussi certaines différences. Est-ce à dire que l'idée même de fonder une définition du comportement sur une notion d'espèce, quelle qu'elle soit, est viciée dès le départ ? Définir le comportement comme étant l'expression populationnelle d'un génotype permettrait une corrélation plus fine et moins fluctuante des deux termes. Mieux, les expressions « familiale » et même simplement individuelle du génotype contribueraient encore davantage à faire correspondre le comportement à un génotype... Alors que l'approche par réduction semblait au départ suggérer une démarche simple pour définir le comportement d'un organisme, elle contribue surtout à exacerber la difficulté d'une telle entreprise. Si nous laissons de côté la dimension ontologique du problème, nous pouvons néanmoins dégager un apport épistémologique

⁵³⁶ L'expression est de Wilson, 1999, p. 61.

important de cette approche à la définition du comportement : l'analyse du génotype d'un organisme circonscrit plusieurs niveaux selon lesquels le comportement peut être défini.

7.7 Quelle définition pour le comportement animal ?

Cet examen des approches utilisées dans la pratique de l'écologie comportementale nous a permis de détailler les différents contextes dans lesquels intervient la notion de comportement animal. Comme le laissait anticiper notre démarche de comparaison des chapitres précédents, la diversité des méthodes exploitées par les écologues ne pouvait que suggérer une conception complexe, et à certains égards équivoque, de ce qu'est le comportement animal. En fait, dès le départ, il était peu vraisemblable qu'une analyse de perspectives d'investigation différentes engendre la représentation d'un objet scientifique simple et unitaire. Bien qu'elles admettent certains recoupements de nature épistémologique, les approches dont nous avons traitées sont, au mieux, complémentaires entre elles. Chacune d'elles cerne un aspect distinct du phénomène et, par là, renseigne aussi bien qu'elle le contraint, une éventuelle définition du comportement. Pour capitaliser sur ce que les approches nous ont appris au sujet du comportement, et afin de surmonter les limites que leur champ épistémologique impose, il semble que nous devions maintenant prendre nos distances par rapport à la démarche de l'écologie comportementale. Le fait d'écarter momentanément la discipline, tout en exploitant ce que nous avons appris au sujet de ses approches, permet d'aborder la notion de comportement animal selon un angle plus proprement philosophique.

Une large part des problèmes rencontrés dans l'élaboration d'une définition de la notion de comportement animal réside dans une ambiguïté que nous avons relevée dès notre introduction à ce travail. Bien qu'elle nous ait accompagnés tout au long de notre parcours, c'est dans le présent chapitre qu'elle s'est manifestée avec le plus de conséquences. Il s'agit de la distinction entre une « activité » et un « comportement » (section 1.3), entre *un* comportement et *le* comportement (section 7.3) ou, de façon plus explicite, entre la partie et le tout. Comme il est apparu au cours des dernières sections, il ne

semble pas qu'il soit possible de définir le comportement sans prendre en considération cette distinction fondamentale. De plus, il n'apparaît pas non plus possible de définir l'une des catégories en faisant complètement abstraction de l'autre. Leur forte intrication se manifeste aussi bien sur les plans ontologique, épistémique (en rapport avec la connaissance de l'objet) et épistémologique (en rapport avec la méthode pour connaître l'objet).

Le point de départ le plus simple et le plus approprié de notre démarche définitionnelle demeure celui de la partie. Pour écarter définitivement toute ambiguïté, considérons cette catégorie comme celle des unités comportementales, par opposition à la catégorie plus générale de comportement. Comme l'illustre l'ensemble des unités comportementales que nous avons rencontré tout au long de notre travail –qu'il s'agisse des activités, des mouvements, des actions, des séquences de mouvements, des séquences d'actions, des séquences de comportements, des tactiques, des stratégies et autres–, cette catégorie désigne une pléiade de phénomènes différents. Bien que ces différentes unités puissent sans doute être définies de façon rigoureuse dans certains contextes, nous avons vu que leur transfert d'un contexte à l'autre n'était pas sans soulever de problème. En fait, elles relèvent essentiellement de notre façon d'aborder, de décrire et de décomposer un phénomène complexe, le comportement animal. L'unité comportementale désigne non seulement un outil d'investigation mais, surtout, le point d'origine de l'enquête scientifique. Quelle que soit la déclinaison exacte que nous lui prêtons, c'est avec le choix d'une unité que tout travail sur le comportement animal s'amorce. Placée au centre de la démarche d'investigation, l'unité comportementale ouvre sur toutes les approches dont nous avons traité dans les sections précédentes. Le fait qu'elle intervienne dans l'une ou l'autre de celle-ci relève d'abord et avant tout de l'adoption d'une perspective par l'investigateur. Celui-ci entreprend son travail en considérant l'unité soit comme le résultat d'un ensemble de mécanismes, soit comme une entité intervenant dans un mécanisme d'un ordre supérieur. Il importe ici de résister aux images faciles : ces deux perspectives ne se traduisent que très superficiellement en « conception réductionniste » et en « conception holiste » du comportement animal.

D'abord, le fait de décomposer l'unité comportementale en unités de niveau inférieur et en mécanismes permet à l'écologue de sonder directement les déterminants qui lui sont associés. Depuis sa description initiale, la connaissance de l'unité peut alors progresser à travers celle des mécanismes neuro-moteurs, physiologiques, hormonaux, neuronaux et finalement génétiques. Bien que nous ayons vu que l'investigation d'une unité comportementale ne procède en réalité pas selon cette marche graduelle –tout l'intérêt de l'approche par réduction est de la court-circuiter–, celle-ci n'est pas en principe impossible. L'unité peut, sur un plan théorique du moins, être décomposée de façon à mettre en évidence la part génétique de ses déterminations. Evidemment, cette perspective n'implique aucune présomption quant à l'importance du déterminisme génétique. Elle postule seulement que toutes les unités comportementales peuvent être inscrites dans le génotype de l'organisme –et non pas nécessairement dans les gènes–, même si c'est par l'intermédiaire d'une syntaxe hypercomplexe qui n'est que partiellement élucidée. A travers toutes les décompositions possibles des unités comportementales d'un organisme, il se dégage une représentation particulière du comportement animal : celui-ci est une collection d'unités disjointes. Plus précisément, le comportement d'un animal est la somme des unités qui ont été ou qui pourraient être décomposées. Cette perspective offre effectivement une conception réductionniste du comportement animal.

Ensuite, la seconde perspective consiste à appréhender l'unité comportementale comme une entité intervenant dans un mécanisme plus complexe. L'approche phénotypique adaptationniste et deux des démarches que nous avons introduites dans l'approche structurale nous instruisent au sujet des modalités de cette intégration. D'une part, l'unité participe à des interactions écologiques et/ou sociales. Elle constitue l'une des interfaces à travers lesquelles l'organisme s'inscrit dans un système naturel. Nous avons vu que l'essentiel du travail des écologues consiste à élucider ces interactions, notamment pour les inscrire dans un contexte évolutionniste. D'autre part, l'unité est aussi intégrée à d'autres unités, de même nature ou de nature différente, chez l'organisme dans lequel elle est instanciée. Par exemple, plusieurs unités comportementales sont structurées de manière à composer des syndromes comportementaux. Les unités peuvent également être inscrites par l'investigateur dans un schème plus large, celui des cycles de vie. Elles sont alors intégrées

à la totalité organique de l'animal. De cette constatation, il n'y a qu'un pas à franchir pour endosser une conception holiste du comportement animal. Cependant, ce pas ne semble pas pouvoir être exécuté si nous continuons minimalement à nous intéresser au travail scientifique. En effet, sitôt l'unité comportementale intégrée à d'autres unités apparaissent les compromis de la structure. L'animal est soumis à des contraintes de tout ordre et la seule façon pour l'investigateur de comprendre ces contraintes est de porter son attention aux unités comportementales qui les composent. Et lorsque cela n'est pas suffisant, il lui faut s'intéresser aux unités qui composent ces unités... Le travail sur les syndromes comportementaux est caractéristique de cette démarche : il ne s'agit pas que d'établir des corrélations entre certaines unités, l'investigateur s'intéresse aussi à l'architecture qui soutient les corrélations particulières. Ultimement, et que ce soit de façon directe ou plus probablement par l'intermédiaire de l'approche par réduction, l'unité comportementale est rapportée au génotype de l'organisme. Cette réduction est d'autant plus importante lorsque l'unité est introduite dans une conception évolutionniste. La représentation du comportement animal qui se dégage de cette seconde perspective est celle d'une collection d'unités intégrées.

Ces deux perspectives complémentaires, adossées qu'elles sont au génotype des organismes étudiés, nous renvoient toutes deux à une conception réductionniste du comportement animal. Certes, la déconstruction des unités comportementales en mécanismes semble mener plus directement à un tel résultat. Cependant, l'opération inverse, celle qui consiste à intégrer des unités –à construire des unités de niveaux supérieurs en quelque sorte–, n'en conduit pas moins au même constat. L'intégration n'est qu'une phase initiale de l'investigation du comportement animal. Tôt ou tard, il devient indispensable de fractionner ce qui a dans un premier temps été intégré afin de progresser dans la connaissance du système. Cependant, le fait que l'écologie comportementale s'inspire d'une conception réductionniste du comportement ne signifie pas que toute forme de holisme soit exclue de la pratique. Bien au contraire nous semble-t-il, celui-ci s'inscrit à toutes les étapes de l'investigation.

Pour le comprendre, il faut nous intéresser de plus près à la catégorie d'unité comportementale. Plus haut, nous avons défini cette catégorie afin de désigner l'ensemble des partitions possibles du comportement animal entendu comme tout. Cette manœuvre semblait nécessaire étant donné le foisonnement d'unités reconnues et utilisées dans les différents contextes de la pratique contemporaine. Or, cette difficulté de la discipline à ordonner une série de catégories pertinente et robuste, quelles que soient la méthode déployée et l'espèce étudiée, est précisément ce qui témoigne de l'omniprésence du holisme. Quatre observations peuvent servir à étayer ce propos. D'abord les différentes méthodes d'analyse utilisées ne font que souligner la multiplicité des unités comportementales nécessaires pour circonscrire le comportement d'un organisme. Celui-ci peut être subdivisé d'un grand nombre de façons, mais aucune d'elles ne parvient à en circonscrire toutes les facettes. Cela est d'autant plus vrai si nous considérons, deuxièmement, l'unité comportementale à l'intérieur des mécanismes intégrés dont elle fait partie. Ces mécanismes, en raison de leur nombre et de leur relative disjonction, renvoient tous à une totalité abstraite de l'organisme. Chaque mécanisme étudié réfère à un tout, concerne un organisme particulier, mais le comportement de cet organisme particulier ne se décline pas par l'ensemble des mécanismes et des unités comportementales qui le constitue. Plus explicite encore, le recours à l'approche comparative impose que soient identifiées des unités chez plusieurs espèces. L'investigateur choisit celles qui sont susceptibles de vérifier une hypothèse ou d'appuyer une inférence tout en considérant, à travers le recours à une phylogénie, que ces unités appartiennent à un tout intégré, l'espèce. Finalement, l'investigation des adaptations s'effectue aussi sur la base de certaines unités comportementales choisies parmi d'autres. Le holisme impliqué par cette démarche apparaît dans le fait que les adaptations identifiées sont des résultats ponctuels et disjoints d'un processus d'évolution global de l'organisme. Le caractère adaptatif d'une unité ne fait sens qu'en référence à l'évolution de la totalité.

Ainsi, bien qu'elle admette une conception réductionniste du comportement animal, l'écologie comportementale n'en endosse pas moins un holisme important pour la conduite de l'ensemble de ses investigations. Ce holisme apparaît inhérent à l'identification et à l'adoption des unités comportementales particulières qui sont à la base de sa pratique

scientifique. Etudier le comportement animal demande d'abord et avant tout d'opérer des distinctions dans un phénomène hautement intégré, inscrit dans la matière par le génotype qui lui est associé. Puisque le phénomène ne se présente pas sous forme d'unités déjà bien circonscrites –et que les unités les plus évidentes ne sont pas forcément celles qui présentent le plus d'intérêt pour la connaissance–, l'écologue doit procéder aux découps qu'il estime nécessaires, tout en gardant à l'esprit que l'unité retenue s'inscrit dans une structure complexe.

A la lumière de la pratique de l'écologie comportementale et des considérations qui précèdent, il semble judicieux de renoncer à formuler une définition générale de la notion de comportement animal. Plutôt, il apparaît que la notion doit être appréciée en regard des deux contextes distincts dans lesquels elle est évoquée. Dans le contexte épistémologique de l'investigation, la notion renvoie à ces unités que les écologues identifient et exploitent. Dans le cadre ontologique qu'endosse l'écologie comportementale, la notion de comportement animal s'inscrit dans un contexte matérialiste et réductionniste. Ainsi, si nous reprenons en les modifiant les deux définitions que nous avons éprouvées à la section 7.3, la notion de comportement animal, entendu comme unité comportementale, pourrait être ainsi définie :

un comportement animal est l'expression, attestée par un ensemble de mouvements, des relations d'un organisme avec l'environnement physique et social auquel il appartient ; cet ensemble de mouvements, aussi bien que les relations auxquelles il participe, sont des résultats de processus évolutifs –ce qui n'implique pas qu'ils aient été directement sélectionnés– ; en tant qu'il est défini par une opération rationnelle, l'ensemble de mouvements et les relations auxquelles il participe peuvent être ordonnés en regard de principes a priori (organisationnels, fonctionnels, mécanistes, téléologiques, etc.) ayant une valeur heuristique pour l'investigation.

Alors que la notion de comportement animal, entendu comme attribut de l'organisme, pourrait être exprimée de la façon suivante :

le comportement animal est l'expression, attestée par des ensembles de mouvements, des relations d'un organisme avec l'environnement physique et social auquel il appartient ; le comportement, à travers la sélection opérant (directement et indirectement) aussi bien sur les ensembles de mouvements que sur les relations auxquelles ces ensembles participent, est le résultat de processus évolutifs ; en tant qu'il s'agit d'un phénomène empirique, le comportement s'inscrit dans la matérialité d'un génotype.

Chapitre VIII

Conclusions et perspectives

Avant de clore définitivement notre démarche philosophique, il importe de nous attarder encore sur le parcours réalisé. Puisque notre projet comportait deux objectifs principaux –élaborer une méthode et définir une notion–, il convient de nous interroger au sujet de leur réalisation, et de suggérer comment nos résultats pourraient s’inscrire dans certaines investigations futures.

Le premier objectif de notre projet était d’élaborer un outil épistémologique qui puisse nous permettre d’investiguer une notion à la fois particulièrement complexe et inscrite dans un contexte scientifique particulier. Cet outil, que nous avons défini par l’expression « épistémologie historique », consiste à intégrer en une seule démarche les perspectives diachronique et synchronique. C’était, à notre sens, la meilleure façon de saisir aussi bien le mouvement que les particularités d’une transformation. Le changement qu’il nous fallait analyser, le passage de l’éthologie classique à l’écologie comportementale, se prêtait idéalement à cet exercice : puisqu’elles sont séparées par une plage de temps, les deux disciplines pouvaient aisément être circonscrites. Il nous a alors été possible de retracer les grandes étapes de la constitution et du déclin de l’éthologie classique, et de mettre en évidence la mise en place de l’écologie comportementale. Indépendamment de la méthode que nous avons déployée pour la saisir, l’examen de la transition d’une discipline à l’autre présentait un intérêt académique en lui-même. Souvent évoquée mais, à notre connaissance, jamais abordée de façon exhaustive, la constitution de l’écologie comportementale à partir de la faillite de l’éthologie représente pourtant un virage

important dans la biologie du comportement. D'ailleurs, plusieurs pistes supplémentaires pourraient être poursuivies afin d'exposer plus clairement les modalités de cette transformation.

Complétant cette analyse historique, la phase synchronique ou comparative de notre démarche visait à dégager les éléments épistémologiques fondamentaux de la notion de comportement animal. En comparant l'éthologie et l'écologie comportementale avions-nous fait l'hypothèse, il devait être possible de faire ressortir la spécificité de la notion telle qu'elle peut être inférée de la pratique actuelle. A notre sens, les résultats de cette portion de notre démarche sont les plus ambigus. Certes, la comparaison nous a permis de mettre en évidence les différences épistémologiques considérables qui distinguent les deux disciplines. L'examen de ces différences, notamment l'inflexion dans l'usage du schème causal et la transformation radicale du concept de décision, aurait certainement mérité un effort supplémentaire. Aussi, il n'est pas certain que la comparaison des disciplines ait servi notre investigation épistémologique de la notion de comportement animal. Les conclusions que nous en avons tirées concernent davantage l'histoire de l'éthologie que la notion de comportement elle-même. Les constats les plus directement en lien avec la notion de comportement animal, qui nous ont tout de même permis de formuler une ébauche de définition, auraient probablement pu être formulés par le seul examen de la pratique actuelle. Le long détour que nous avons emprunté n'était peut-être indispensable que pour notre propre compréhension de l'écologie comportementale, que pour notre propre formation.

Ceci étant, si nous considérons que l'épistémologie historique que nous avons développée a généré quelques observations originales, il est permis de nous interroger au sujet de son utilité dans un contexte autre. Il est peu probable qu'un scénario semblable à celui de la transition de l'éthologie à l'écologie comportementale puisse être repéré. Néanmoins, il est concevable que la méthode puisse être utile à la compréhension de bouleversements scientifiques à l'intérieur d'autres champs disciplinaires, ou pour l'investigation de notions scientifiques aussi complexes que celle de comportement animal.

En ce qui a trait à l'objectif principal de notre projet, à savoir de circonscrire la notion de comportement animal telle qu'elle se manifeste dans une discipline contemporaine, la tâche s'est révélée particulièrement difficile. L'écologie comportementale est une discipline en pleine ébullition et, si notre épistémologie historique nous a ouvert un accès privilégié à ses méthodes et à ses concepts, elle n'a pas pour autant permis d'en saisir directement les caractéristiques essentielles. Il nous a donc fallu procéder avec modestie, parfois même au risque de simplifications outrancières d'analyses pourtant fondamentales. Néanmoins, l'examen que nous avons mené nous a permis d'établir un constat important : l'écologie comportementale ne permet pas de formuler une définition univoque de la notion de comportement animal. Plutôt, la définition est directement conditionnée par le plan sur lequel elle est établie. Sur le plan ontologique, la notion traduit efficacement le matérialisme et le réductionnisme dont se réclame la discipline. Elle ne permet pas de circonscrire l'objet scientifique qu'étudient les écologues, mais elle définit explicitement le programme actuel de l'écologie comportementale. C'est sur le plan épistémologique, et selon les termes d'une seconde définition, qu'il est possible de voir apparaître les objets scientifiques. Pour maintenir une séparation franche entre les deux plans, et pour traduire toutes les variantes de ce qui est désigné comme comportement animal dans la pratique écologique, il est apparu important d'introduire la notion d'unité comportementale.

Evidemment, la notion de comportement animal, telle qu'elle s'exprime en écologie comportementale, invite à plusieurs investigations complémentaires. D'abord, il aurait été important de poursuivre plus loin l'analyse philosophique que nous avons entamée au chapitre précédent. La notion de comportement animal pourrait certainement éclairer la question du déterminisme biologique sous un jour pertinent. Parmi les disciplines biologiques contemporaines, l'écologie comportementale est l'une de celles qui semblent le mieux intégrer la codétermination gène-environnement. Ensuite, il serait intéressant d'explorer attentivement les aspects qui distinguent la notion de comportement qu'exprime cette discipline des conceptions qu'endossent d'autres champs d'investigation, notamment la psychologie expérimentale, la psychologie évolutionniste et l'éthologie cognitive. Les contrastes établis ne manqueraient certainement pas de soulever d'importantes questions

concernant l'organisation interne du comportement, la subjectivité animale ou le très vaste thème du comportement humain.

Bibliographie

- «Ethologie» (1762). in *Dictionnaire de L'Académie Française*, Parie, Brunet, V., 667 pages.
- «Ethologie» (1989). in *Oxford English Dictionary*, J. Simpson éd., Oxford, Oxford University Press.
- Alcock, J. (1973). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 1^e éd., Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 547 pages.
- Alcock, J. (1979). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 2^e éd., Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 532 pages.
- Alcock, J. (1984). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 3^e éd., Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 596 pages.
- Alcock, J. (2001). *The Triumph of Sociobiology*, Oxford, Oxford University Press, 257 pages.
- Alcock, J. (2003). "A Textbook History of Animal Behaviour" *Animal Behaviour*, **65** (1): 3-10.
- Allee, W. C. et Park, T. (1939). "Concerning Ecological Principles" *Science*, **89** (2304): 166-169.
- Allen, C. (2004). "Is Anyone a Cognitive Ethologist?" *Biology and Philosophy*, **19** (4): 589-607.
- Allen, C. et Bekoff, M. (1995). "Biological Function, Adaptation, and Natural Design" *Philosophy of Science*, **62** (4): 609-622.
- Allen, C. et Hauser, M. D. (1991). "Concept Attribution in Nonhuman Animals: Theoretical and Methodological Problems in Ascribing Complex Mental Processes" *Philosophy of Science*, **58** (2): 221-240.
- Allen, G. E. (2005). "Mechanism, Vitalism and Organicism in Late Nineteenth and Twentieth-Century Biology: The Importance of Historical Context" *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **36** (2): 261-283.

- Allen, W. E. (1934). "What Is an Optimum?" *Ecology*, **15** (2): 218-221.
- Althusser, L. (1974). *Philosophie Et Philosophie Spontanée Des Savants (1967)*, Paris, Maspero, Théorie, 157 pages.
- Alverdes, F. (1925). *Tiersociologie*, Leipzig, C. L. Hirschfeld, 152 pages.
- Andersson, M. et Simmons, L. W. (2006). "Sexual Selection and Mate Choice" *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (6): 296-302.
- Andrewartha, H. G. et Birch, L. C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*, Chicago, University of Chicago Press, 782 pages.
- Anway, M. D., Cupp, A. S., et al. (2005). "Epigenetic Transgenerational Actions of Endocrine Disruptors and Male Fertility" *Science*, **308** (5727): 1466-1469.
- Aristote (1994). *Histoire des animaux*, Paris, Editions Gallimard, Folio/ Essais, 589 pages.
- Ashworth, J. H. (1923). "Modern Zoology" *Science*, **58** (1500): 231-236.
- Bachelard, G. (1951). *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*, Paris, PUF, 223 pages.
- Bachelard, G. (1970 [1949]). *Le rationalisme appliqué*, 4^e éd., Paris, PUF, Bibliothèque De Philosophie Contemporaine, 217 pages.
- Bachelard, G. (1988 [1940]). *La philosophie du non*, 3^e éd., Paris, PUF, Quadrige, 147 pages.
- Bachelard, G. (1999 [1934]). *Le nouvel esprit scientifique*, 6^e éd., Paris, PUF, Quadrige, 183 pages.
- Bachelard, G. (2000 [1953]). *Le matérialisme rationnel*, Paris, PUF, Quadrige, 232 pages.
- Baerends, G. P. (1941). "Fortpflanzungsverhalten Und Orientierung Der Grabwespe *Ammophila Campestris* Jur." *Tijdschrift voor Entomologie*, **84**: 68-275.
- Bagg, H. J. (1916). "Individual Differences and Family Resemblances in Animal Behavior" *The American Naturalist*, **50** (592): 222-236.
- Barash, D. P. (1977). *Sociobiology and Behavior* New York, Elsevier, 378 pages.
- Barash, D. P. (1982). *Sociobiology and Behavior* 2^e éd., New York, Elsevier, 426 pages.
- Barberousse, A., Franceschelli, S. et Imbert, C. (2008). "Simulations numériques et expérimentation", in *Matière Première -Modèles, Simulations, Systèmes*, J.-J. Kupiec, G. Lecointre, M. Silberstein et F. Varenne éd., n°3, Paris, Editions Syllepse, pages 71-88.

- Barker, G. (2008). "Biological Levers and Extended Adaptationism" *Biology and Philosophy*, **23** (1): 1-25.
- Barlow, G. W. (1989). "Has Sociobiology Killed Ethology or Revitalized It?" in *Whither Ethology?*, P. P. G. Bateson et P. H. Klopfer éd., Perspectives in Ethology, n°8, New York, Plenum Press, pages 1-45.
- Barlow, G. W. (1991). "Nature-Nurture and the Debates Surrounding Ethology and Sociobiology" *American Zoologist*, **31** (2): 286-296.
- Barnard, C. J. et Sibly, R. M. (1981). "Producers and Scroungers: A General Model and Its Application to Captive Flocks of House Sparrows" *Animal Behaviour*, **29** (2): 543-550.
- Bastock, M. et Blest, A. D. (1958). "An Analysis of Behaviour Sequences in *Automeris Aurantiaca* Weym (Lepidoptera)" *Behaviour*, **12** (3): 243-283.
- Bastock, M. et Manning, A. (1955). "The Courtship of *Drosophila Melanogaster*" *Behaviour*, **8**: 85-110.
- Bateson, P. P. G. (1990). "Is Imprinting Such a Special Case?" *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **329** (1253): 125-131.
- Bateson, P. P. G. et Klopfer, P. H. (1989). "Preface", in *Whither Ethology ?*, P. P. G. Bateson et P. H. Klopfer éd., Perspectives in Ethology, n°8, New York, Plenum Press, pages v-viii.
- Beach, F. A. (1950). "The Snark Was a Boojum" *American Psychologist*, **5** (4): 115-124.
- Beer, C. G. (1964). "Ethology -the Zoologist's Approach to Behaviour -Part 2" *Tuatara*, **12** (1): 16-39.
- Bekoff, M. (2006). "Animal Passions and Beastly Virtues: Cognitive Ethology as the Unifying Science for Understanding the Subjective, Emotional, Empathic, and Moral Lives of Animals" *Zygon*, **41** (1): 71-104.
- Belevitch, V. (1962). "Summary of the History of Circuit Theory" *Proceedings of the Institute of Radio Engineers (IRE)*, **50** (5): 848-855.
- Berdoy, M., Webster, J. P. et Macdonald, D. W. (2000). "Fatal Attraction in Rats Infected with *Toxoplasma Gondii*" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267** (1452): 1591-1594.
- Bethel, W. M. et Holmes, J. C. (1973). "Altered Evasive Behavior and Responses to Light in Amphipods Harboring Acanthocephalan Cystacanths" *The Journal of Parasitology*, **59** (6): 945-956.

- Blomberg, S. P., Garland Jr, T. et Ives, A. R. (2003). "Testing for Phylogenetic Signal in Comparative Data: Behavioral Trait Are More Labile" *Evolution*, **57** (4): 717-745.
- Boake, Christine R. B., Arnold, Stevan J., *et al.* (2002). "Genetic Tools for Studying Adaptation and the Evolution of Behavior" *The American Naturalist*, **160** (s6): S143-S159.
- Bokulich, A. (2003). "Horizontal Models: From Bakers to Cats" *Philosophy of Science*, **70** (3): 609-627.
- Bolduc, J.-S. et Chazal, G. (2005). "The Bachelardian Tradition in the Philosophy of Science" *Angelaki -The journal of theoretical humanities*, **10** (2, Special Issue: Continental philosophy and the sciences -The French tradition): 79-87.
- Boumans, M. (2005). "Measurement Outside the Laboratory" *Philosophy of science*, **72** (5): 850-863.
- Bourdieu, P. (1991). "The Peculiar History of Scientific Reason" *Sociological Forum*, **6** (1): 3-26.
- Braillard, P.-A. (2008). "Que peut expliquer un modèle complexe et peut-on le comprendre ?" in *Matière Première -Modèles, Simulations, Systèmes*, J.-J. Kupiec, G. Lecointre, M. Silberstein et F. Varenne éd., n°3, Paris, Editions Syllepse, pages 89-108.
- Brigandt, I. (2003). "Gestalt Experiments and Inductive Observations: Konrad Lorenz's Early Epistemological Writings and the Methods of Classical Ethology" *Evolution and Cognition*, **9** (2): 157-170.
- Brigandt, I. (2005). "The Instinct Concept of the Early Konrad Lorenz" *Journal of the History of Biology*, **38** (3): 571-608.
- Brissaud, M., Forsé, M. et Zighed, A., éd. (1990). *La Modélisation, Confluent Des Sciences*, Paris, Editions du CNRS.
- Bro-Jørgensen, J. et Janis, C. (2007). "The Intensity of Sexual Selection Predicts Weapon Size in Male Bovids" *Evolution*, **61** (6): 1316-1326.
- Brodin, T. (2009). "Behavioral Syndrome over the Boundaries of Life--Carryovers from Larvae to Adult Damselfly" *Behav. Ecol.*, **20** (1): 30-37.
- Brommer, J. E. (2000). "The Evolution of Fitness in Life-History Theory" *Biological Reviews*, **75** (03): 377-404.
- Brown, J. L. (1964). "The Evolution of Diversity in Avian Territorial Systems" *Wilson Bulletin*, **76** (2): 160-169.
- Brown, J. L. (1969). "Territorial Behavior and Population Regulation in Birds: A Review and a Re-Evaluation" *Wilson Bulletin*, **81** (3): 293-329.

- Brown, J. S. (2001). "Fit of Form and Function, Diversity of Life , and Procession of Life as an Evolutionary Game", in *Adaptationism and Optimality*, S. H. Orzack et E. Sober éd., Cambridge Studies in Philosophy and Biology, Cambridge, Cambridge University Press, pages 114-160.
- Buffon, G.-L. L. (1749a). *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*, Tome II, Paris, L'Imprimerie Royale, 603 pages.
- Buffon, G.-L. L. (1749b). *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy*, Tome III, Paris, L'Imprimerie Royale, 531 pages.
- Burkhardt, R. W. (1983). "The Development of an Evolutionary Ethology", in *Evolution from Molecules to Men*, D. S. Bendall éd., Cambridge, Cambridge University Press, pages 429-444.
- Burkhardt, R. W. (1999). "Ethology, Natural History, the Life Sciences, and the Problem of Place" *Journal of the History of Biology*, **32** (3): 489-508.
- Burkhardt, R. W. (2003). "Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology as a Scientific Discipline." in *The New Panorama of Animal Evolution: Proceedings of the 18th International Congress of Zoology*, A. Legakis, S. Sfenthourakis, R. Polymeni et M. Thessalou-Legaki éd., Sofia, Pensoft, pages 329-336.
- Burkhardt, R. W. (2005). *Patterns of Behavior -Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology*, Chicago, The University of Chicago Press, 636 pages.
- Campan, R. et Scapini, F. (2002). *Ethologie -Approche systématique du comportement*, Bruxelles, Editions De Boeck Université, Ouvertures Psychologiques, 737 pages.
- Cane, V. R. (1959). "Behaviour Sequences as Semi-Markov Chains" *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **21** (1): 36-58.
- Carpenter, J. R. (1936). "Concepts and Criteria for the Recognition of Communities" *The Journal of Ecology*, **24** (1): 285-289.
- Castelão-Lawless, T. (1995). "Phenomenotechnique in Historical Perspective: Its Origins and Implications for Philosophy of Science" *Philosophy of Science*, **62** (1): 44-59.
- Castellano, S., Rosso, A. et Giacoma, C. (2004). "Active Choice, Passive Attraction and the Cognitive Machinery of Acoustic Preferences" *Animal Behaviour*, **68** (2): 323-329.
- Cézilly, F. (2008). "A History of Behavioural Ecology", in *Behavioural Ecology*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Oxford, Oxford University Press, pages 3-27.
- Cézilly, F., Danchin, E. et Giraldeau, L.-A. (2008). "Research Methods in Behavioral Ecology", in *Behavioural Ecology*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Oxford, Oxford University Press, pages 55-95.

- Chance, P. (1999). "Thorndike's Puzzle Boxes and the Origins of the Experimental Analysis of Behavior" *Journal of the experimental analysis of behavior*, **72** (3): 433-440.
- Chapman, J. L. et Reiss, M. J. (1999). *Ecology -Principles and Applications*, Cambridge, Cambridge University Press, 330 pages.
- Charnov, E. L. (1976). "Optimal Foraging: The Marginal Value Theorem" *Theoretical Population Biology*, **9** (2): 129-136.
- Chazal, G. (1995). *Le miroir automate -Introduction à une philosophie de l'informatique*, Seyssel, Champ Vallon, Collection Milieux, 254 pages.
- Church, R. M. (2001). "Animal Cognition: 1900-2000" *Behavioural Processes*, **54** (1-3): 53-63.
- Clements, F. E. (1916). *Plant Succession -an Analysis of the Development of Vegetation*, Tome 242, Washington, D.C., Carnegie Institution of Washington Publication, . 512 pages.
- Clutton-Brock, T. (2007). "Sexual Selection in Males and Females" *Science*, **318** (5858): 1882-1885.
- Combes, C. (1991). "Ethological Aspects of Parasite Transmission" *The American Naturalist*, **138** (4): 866-880.
- Contessa, G. (2007). "Scientific Representation, Interpretation, and Surrogative Reasoning" *Philosophy of Science*, **74** (1): 48-68.
- Craver, C. F. (2002). "Interlevel Experiments and Multilevel Mechanisms in the Neuroscience of Memory" *Philosophy of Science*, **69** (3): S83-S97.
- Crist, E. (1998). "The Ethological Constitution of Animals as Natural Objects: The Technical Writings of Konrad Lorenz and Nikolaas Tinbergen" *Biology and Philosophy*, **13** (1): 61-102.
- Cuervo, J. et Møller, A. (1999). "Evolutionary Rates of Secondary Sexual and Non-Sexual Characters among Birds" *Evolutionary Ecology*, **13** (3): 283-303.
- Cullen, E. (1957). "Adaptations in the Kittiwake to Cliff Nesting" *Ibis*, **99** (2): 275-302.
- Cummins, R. (1975). "Functional Analysis" *The Journal of Philosophy*, **72** (20): 741-765.
- Cuthill, I. C. (2005). "The Study of Function in Behavioural Ecology" *Animal Biology*, **55** (4): 399-417.
- Dagut, J.-L. (2005). *500 notions économiques indispensables*, Paris, Levallois-Perret: Studyrama, Principes, 206 pages.

- Dall, S. R. X., Houston, A. I. et McNamara, J. M. (2004). "The Behavioural Ecology of Personality: Consistent Individual Differences from an Adaptive Perspective" *Ecology Letters*, **7** (8): 734-739.
- Dall, S. R. X., McNamara, J. M. et Cuthill, I. C. (1999). "Interruptions to Foraging and Learning in a Changing Environment" *Animal Behaviour*, **57** (1): 233-241.
- Danchin, E. et Cézilly, F. (2008). "Sexual Selection: Another Evolutionary Process", in *Behavioural Ecology*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Oxford, Oxford University Press, pages 363-426.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F. (2005a). "Concepts de base en écologie comportementale", in *Écologie comportementale – Cours et questions de réflexion*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Paris, Dunod, pages 27-50.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F. (2005b). *Écologie comportementale – Cours et questions de réflexion*, Paris, Dunod, 637 pages.
- Danchin, E. et Wagner, R. H. (2008). "Fundamental Concepts in Behavioural Ecology", in *Behavioural Ecology*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Oxford, Oxford University Press, pages 693-726.
- Darden, L. (2007). "Mechanisms and Models", in *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, D. L. Hull et M. Ruse éd., Cambridge, Cambridge University Press, pages 139-159.
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Tome 1, London, John Murray, 825 pages.
- Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, Tome 1, London, John Murray, 374 pages.
- Davenport, C. B. (1901). "Zoology of the Twentieth Century" *Science*, **14** (348): 315-324.
- Dawkins, M. S. (1989). "The Future of Ethology: How Many Legs Are We Standing On?" in *Whither Ethology?*, P. P. G. Bateson et P. H. Klopfer éd., Perspectives in Ethology, n°8, New York, Plenum Press, pages 47-54.
- Dawkins, R. (1999). *The Extended Phenotype -the Long Reach of the Gene*, Oxford, Oxford University Press, 313 pages.
- Dawkins, R. et Dawkins, M. (1973). "Decisions and the Uncertainty of Behaviour" *Behaviour*, **45**: 83-103.
- de Queiroz, A. et Wimberger, P. H. (1993). "The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological Characters" *Evolution*, **47** (1): 46-60.

- Delius, J. D. (1969). "A Stochastic Analysis of the Maintenance Behaviour of Skylarks" *Behaviour*, **33**: 137-177.
- Désiré, L., Boissy, A. et Veissier, I. (2002). "Emotions in Farm Animals: A New Approach to Animal Welfare in Applied Ethology" *Behavioural Processes*, **60** (2): 165-180.
- Devitt, M. (2008). "Resurrecting Biological Essentialism" *Philosophy of Science*, **75** (3): 344-382.
- Dewsbury, D. A. (1989). "A Brief History of the Study of Animal Behavior in North America", in *Whither Ethology ?*, P. P. G. Bateson et P. H. Klopfer éd., Perspectives in Ethology, n°8, New York, Plenum Press, pages 85-122.
- Dewsbury, D. A. (1992). "On the Problems Studied in Ethology, Comparative Psychology and Animal Behavior" *Ethology*, **92**: 89-107.
- Dewsbury, D. A. (1994). "On the Utility of the Proximate - Ultimate Distinction in the Study of Animal Behavior" *Ethology*, **96**: 63-68.
- Dewsbury, D. A. (1995). "Americans in Europe: The Role of Travel in the Spread of European Ethology after World War II" *Animal Behaviour*, **49** (6): 1649-1663.
- Dewsbury, D. A. (1999). "The Proximate and the Ultimate: Past, Present, and Future" *Behavioural Processes*, **46** (3): 189-199.
- Diamond, S. (1974). "Four Hundred Years of Instinct Controversy" *Behavior Genetics*, **4** (3): 237-252.
- Dice, L. R. (1940). "Speciation in *Peromyscus*" *The American Naturalist*, **74** (753): 289-298.
- Dingemanse, N. J., Both, C., et al. (2004). "Fitness Consequences of Avian Personalities in a Fluctuating Environment" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271** (1541): 847-852.
- Dobzhansky, T. (1940). "Speciation as a Stage in Evolutionary Divergence" *The American Naturalist*, **74** (753): 312-321.
- Driscoll, C. (2004). "Can Behaviors Be Adaptations?" *Philosophy of Science*, **71** (1): 16-35.
- Duchesneau, F. (1978). "Téléologie et détermination positive de l'ordre biologique" *Dialectica*, **32** (2): 135-153.
- Duchesneau, F. (1997). *Philosophie de la biologie*, Paris, PUF, Sciences, Modernités, Philosophies, 437 pages.
- Ducrest, A.-L., Keller, L. et Roulin, A. (2008). "Pleiotropy in the Melanocortin System, Coloration and Behavioural Syndromes" *Trends in Ecology & Evolution*, **23** (9): 502-510.

- Durant, J. R. (1986). "The Making of Ethology: The Association for the Study of Animal Behaviour, 1936-1986" *Animal Behaviour*, **34** (6): 1601-1616.
- East, M. L. et Hofer, H. (1986). "The Use of Radio-Tracking for Monitoring Great Tit *Parus Major* Behaviour: A Pilot Study" *Ibis*, **128** (1): 103-114.
- Eberhard, W. G. (1998). "Female Roles in Sperm Competition", in *Sperm Competition and Sexual Selection*, T. R. Birkhead et A. P. Møller éd., London, Academic Press, pages 91-116.
- Edelaar, P., Drent, J. et de Goeij, P. (2003). "A Double Test of the Parasite Manipulation Hypothesis in a Burrowing Bivalve" *Oecologia*, **134** (1): 66-71.
- Eliasmith, C. et Thagard, P. (1997). "Waves, Particles, and Explanatory Coherence" *Br J Philos Sci*, **48** (1): 1-19.
- Ellis, D. H., Swengel, S. R., *et al.* (1998). "A Sociogram for the Cranes of the World" *Behavioural Processes*, **43** (2): 125-151.
- Emlen, S. T. (1995). "An Evolutionary Theory of the Family" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92** (18): 8092-8099.
- Emlen, S. T. (1997). "Predicting Family Dynamics in Social Vertebrate", in *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J. R. Krebs et N. B. Davies éd., Oxford, Blackwell Science, pages 228-253.
- Emlen, S. T. et Oring, L. W. (1977). "Ecology, Sexual Selection and the Evolution of Animal Mating Systems" *Science*, **197** (4300): 215-223.
- Estes, W. K. (1956). "Learning" *Annual Review of Psychology*, **7**: 1.
- Evans, F. C. (1956). "Ecosystem as the Basic Unit in Ecology" *Science*, **123** (3208): 1127-1128.
- Evans, R. I. (1975). *Konrad Lorenz -the Man and His Ideas*, New York, Harcourt Brace Jovanovich, 302 pages.
- Ewer, R. F. (1957). "Ethological Concepts" *Science*, **126** (3274): 599-603.
- Fabre, J.-H. (1879). *Souvenirs entomologiques -Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes*, Tome 1, Paris, Librairie Ch. Delagrave, 324 pages.
- Fabre, J.-H. (1891). *Souvenirs entomologiques -Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes*, Tome 4, Paris, Librairie Ch. Delagrave, 328 pages.
- Fentress, J., C. (1977). "The Tonic Hypothesis and the Patterning of Behavior" *Annals of the New York Academy of Sciences*, **290** (Tonic Functions of Sensory Systems): 370-395.

- Field, K. G., Olsen, G. J., *et al.* (1988). "Molecular Phylogeny of the Animal Kingdom" *Science*, **239** (4841): 748-753.
- Fisher, J. A. (1990). "The Myth of Anthropomorphism", in *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*, M. Bekoff et D. Jamieson éd., n°I: Interpretation, Intentionality, and Communication, Boulder, CO, Westview Press, pages 96-122.
- Fretwell, S. D. (1975). "The Impact of Robert Macarthur on Ecology" *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**: 1-13.
- Fretwell, S. D. et Lucas, H. L. (1969). "On Territorial Behaviour and Other Factors Influencing Habitat Distribution in Birds" *Acta Biotheoretica*, **19** (1): 16-36.
- Friederichs, K. (1958). "A Definition of Ecology and Some Thoughts About Basic Concepts" *Ecology*, **39** (1): 154-159.
- Frigg, R. et Hartmann, S. (2006). "Models in Science", in *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, <http://plato.stanford.edu/models-science/>, Zalta, Edward N.
- Galton, F. (1901). "Biometry" *Biometrika*, **1** (1): 7-10.
- Gause, G. F. (1932). "Ecology of Populations" *The Quarterly Review of Biology*, **7** (1): 27-46.
- Gayon, J. (1992). *Darwin et l'après-darwin: Une histoire de l'hypothèse de la sélection naturelle*, Paris, Editions Kimé, 453 pages.
- Geoffroy-St-Hilaire, I. (1859). *Histoire naturelle générale des règnes organiques, principalement étudiés chez l'homme et les animaux*, Tome II, Paris, Librairie de Victor Masson, 523 pages.
- Geoffroy-St-Hilaire, I. (1862). *Histoire naturelle générale des règnes organiques, principalement étudiés chez l'homme et les animaux*, Tome III, Paris, Librairie de Victor Masson, 539 pages.
- Gervet, J. (1980). "Où en est l'étude du comportement? Ou dix thèses sur l'éthologie..." *Revue des Questions Scientifiques*, **151** (3): 305-334.
- Ghiselin, M. T. (1974). "A Radical Solution to the Species Problem" *Systematic Zoology*, **23** (4): 536-544.
- Giere, R. (2004). "How Models Are Used to Represent Reality" *Philosophy of Science*, **71** (5): 742-752.
- Gilman, D. (1992). "What's a Theory to Do... With Seeing? Or Some Empirical Considerations for Observation and Theory" *The British Journal for the Philosophy of Science*, **43** (3): 287-309.

- Giraldeau, L.-A. (2008). "Solitary Foraging Strategies", in *Behavioural Ecology*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Oxford, Oxford University Press, pages 233-255.
- Giraldeau, L.-A., Caraco, T. et Valone, T. J. (1994). "Social Foraging: Individual Learning and Cultural Transmission of Innovations" *Behav. Ecol.*, **5** (1): 35-43.
- Gittleman, J. L. (1989). "The Comparative Approach in Ethology: Aims and Limitations", in *Whither Ethology ?*, P. P. G. Bateson et P. H. Klopfer éd., Perspectives in Ethology, n°8, New York, Plenum Press, pages 55-83.
- Godfrey-Smith, P. (1999). "Adaptationism and the Power of Selection" *Biology and Philosophy*, **14** (2): 181-194.
- Godfrey-Smith, P. (2006). "The Strategy of Model-Based Science" *Biology and Philosophy*, **21** (5): 725-740.
- Goldschmidt, R. (1933). "Some Aspects of Evolution" *Science*, **78** (2033): 539-547.
- Gould, S. J. et Lewontin, R. C. (1979). "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **B205** (1161): 581-598.
- Gourevitch, D. (1995). "Les voies de la connaissance -La médecine dans le monde romain", in *Histoire de la pensée médicale en occident*, M. D. Grmek éd., Tome 1 : Antiquité et Moyen Age, Paris, Seuil, pages 95-122.
- Grandcolas, P., Deleporte, P., et al. (2001). "Phylogenetics and Ecology: As Many Characters as Possible Should Be Included in the Cladistic Analysis" *Cladistics*, **17** (1): 104-110.
- Gray, R. D., Heaney, M. et Fairhall, S. (2003). "Evolutionary Psychology and the Challenge of Adaptive Explanation", in *From Mating to Mentality: Evaluating Evolutionary Psychology*, K. Sterelny et J. Fitness éd., London, Psychology Press, pages 247-268.
- Griesemer, J. R. et Wade, M. J. (1988). "Laboratory Models, Causal Explanation and Group Selection" *Biology and Philosophy*, **3** (1): 67-96.
- Griffin, D. R. (1976). *The Question of Animal Awareness*, New York, Rockefeller University Press, 135 pages.
- Griffin, D. R. (1990). "Foreword", in *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior*, M. Bekoff et D. Jamieson éd., n°II: Explanation, Evolution and Adaptation, Boulder, CO, Westview Press, pages xiii-xviii.
- Griffiths, P. E. (2004). "Instinct in the '50s: The British Reception of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behavior" *Biology and Philosophy*, **19** (4): 609-631.

- Griffiths, P. E. (2008). "Ethology, Sociobiology, Evolutionary Psychology", in *Blackwell's Companion to Philosophy of Biology*, S. Sarkar et A. Plutyński éd., Oxford, Blackwells, pages 393-414.
- Gross, M. R. (1994). "The Evolution of Behavioural Ecology" *Trends in Ecology & Evolution*, **9** (10): 358-360.
- Hacking, I. (1983). *Representing and Intervening -Introductory Topics in the Philosophy of Natural Science*, Cambridge, Cambridge University Press, 287 pages.
- Hacking, I. (1988). "Telepathy: Origins of Randomization in Experimental Design" *Isis*, **79** (3): 427-451.
- Hacking, I. (2000). "How Inevitable Are the Results of Successful Science?" *Philosophy of Science*, **67**: S58-S71.
- Hailman, J. P. (1965). "Cliff Nesting Adaptations of the Galapagos Swallow-Tailed Gull" *Wilson Bulletin*, **77** (4): 346-362.
- Haldane, J. B. S. et Spurway, H. (1954). "A Statistical Analysis of Communication in "Apis Mellifera" and a Comparison with Communication in Other Animals" *Insectes Sociaux*, **1** (3): 247-283.
- Hall, N. (2007). "Structural Equations and Causation" *Philosophical Studies*, **132** (1): 109-136.
- Halpern, J. Y. et Pearl, J. (2005a). "Causes and Explanations: A Structural-Model Approach. Part I: Causes" *British Journal for the Philosophy of Science*, **56**: 843-887.
- Halpern, J. Y. et Pearl, J. (2005b). "Causes and Explanations: A Structural-Model Approach. Part II: Explanations" *British Journal for the Philosophy of Science*, **56**: 889-911.
- Hamilton, W. D. (1964). "The Genetical Evolution of Social Behaviour, I, II" *Journal of Theoretical Biology*, **7** (1): 1-52.
- Hamilton, W. D. (1967). "Extraordinary Sex Ratios" *Science*, **156** (3774): 477-488.
- Hamilton, W. D. (1970). "Selfish and Spiteful Behaviour in an Evolutionary Model" *Nature, London*, **228** (5277): 1218-1220.
- Hammerstein, P. (1988). "What Is Evolutionary Game Theory?" in *Game Theory and Animal Behavior*, L. A. Dugatkin et H. K. Reeve éd., Oxford, Oxford University Press, pages 3-15.

- Hawkes, K., O'Connell, J. F. et Rogers, L. (1997). "The Behavioral Ecology of Modern Hunter-Gatherers, and Human Evolution" *Trends in Ecology & Evolution*, **12** (1): 29-32.
- Hayes, J. S., Russell, W. M. S., *et al.* (1953). "The Mechanism of an Instinctive Control System: A Hypothesis" *Behaviour*, **6**: 85-117.
- Hempelmann, F. (1926). *Tierpsychologie Vom Standpunkte Des Biologen*, Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, 676 pages.
- Hennig, W. (1965). "Phylogenetic Systematics" *Annual Review of Entomology*, **10** (1): 97-116.
- Herrnstein, R. J. (1971). "Iq" *The Atlantic Monthly*, **228** (3): 43-64.
- Hesse, M. (1966). *Models and Analogies in Science*, Notre Dame, IN, University of Indiana Press, 184 pages.
- Heymer, A. (1977). *Vocabulaire éthologique -Allemand, anglais, français*, Paris, PUF, 237 pages.
- Hinde, R. A. (1953). "Appetitive Behaviour, Consummatory Act, and the Hierarchical Organisation of Behaviour- with Special Reference to the Great Tit (*Parus Major*)" *Behaviour*, **5**: 189-224.
- Hinde, R. A. (1954). "Change in Responsiveness to a Constant Stimulus" *British Journal of Animal Behaviour*, **2** (2): 41-55.
- Hinde, R. A. (1956). "Ethological Models and the Concept of 'Drive'" *British Journal for the Philosophy of Science*, **6** (24): 321-331.
- Hinde, R. A. (1959). "Unitary Drives" *Animal Behaviour*, **7** (3-4): 130-141.
- Hinde, R. A. (1960). "Energy Models of Motivation", in *Models and Analogues in Biology*, J. W. L. Beament éd., Xivth Symposia of the Society for Experimental Biology, New York, Academic Press inc., pages 199-213.
- Hinde, R. A. (1975). *Le comportement animal -Une synthèse d'éthologie et d'écologie comparative*, Tome 2 -Développement comportemental. Evolution, Paris, PUF, 470 pages.
- Hinde, R. A. et Tinbergen, N. (1965). "The Comparative Study of Species-Specific Behavior", in *Readings in Animal Behavior*, T. E. McGill éd., New York, Holt, Rinehart and Winston, pages 58-70.
- Hippocrate (1990). *De l'ancienne médecine*, Tome II, 1^{ère} partie, Paris, Les Belles Lettres, Coll. Des Universités De France, 238 pages.
- Hogan, J. A. (2006). "The Rise and Fall of Ethology" *Ethology*, **112** (7): 726-728.

- Hollinger, R. (1976). "Aspects of the Theory of Classification" *Philosophy and Phenomenological Research*, **36** (3): 319-338.
- Horan, B. L. (1989). "Functional Explanations in Sociobiology" *Biology and Philosophy*, **4** (2): 131-158.
- Hosken, D. J. et Stockley, P. (2004). "Sexual Selection and Genital Evolution" *Trends in Ecology & Evolution*, **19** (2): 87-93.
- Huggins, W. (1956). "Signal Theory" *Circuit Theory, IRE Transactions on*, **3** (4): 210-216.
- Hughes, C. (1998). "Integrating Molecular Techniques with Field Methods in Studies of Social Behavior: A Revolution Results" *Ecology*, **79** (2): 383-399.
- Hull, D. L. (1988). "A Mechanism and Its Metaphysics: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science" *Biology and Philosophy*, **3** (2): 123-155.
- Humphreys, P. (2002). "Computational Models" *Philosophy of Science*, **69** (s3): S1-S11.
- Humphreys, P. (2004). *Extending Ourselves -Computational Science, Empiricism, and Scientific Method*, Oxford, Oxford University Press, 172 pages.
- Hutchinson, J. M. C. et Gigerenzer, G. (2005). "Simple Heuristics and Rules of Thumb: Where Psychologists and Behavioural Biologists Might Meet" *Behavioural Processes*, **69** (2): 97-124.
- Immelmann, K. (1975). "Ecological Significance of Imprinting and Early Learning" *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**: 15-37.
- Immler, S., Moore, H. D. M., et al. (2007). "By Hook or by Crook? Morphometry, Competition and Cooperation in Rodent Sperm" *PLoS ONE*, **2** (1): e170.
- Jamieson, D. et Bekoff, M. (1992). "On Aims and Methods of Cognitive Ethology" *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, **1992**: 110-124.
- Jaynes, J. (1969). "The Historical Origins of 'Ethology' and 'Comparative Psychology'" *Animal Behaviour*, **17** (4): 601-606.
- Jensen, A. (1969). "How Much Can We Boost Iq and Scholastic Achievement?" *Harvard Educational Review*, **39** (1): 1-123.
- Johnson, R. H. (1912). "The Analysis of Natural Selection" *Science*, **36** (935): 750-760.
- Johnstone, R. A. (1997). "The Evolution of Animal Signals", in *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J. R. Krebs et N. B. Davies éd., Oxford, Blackwell Science, pages 155-178.

- Kaldonski, N., Perrot-Minnot, M.-J. et Cézilly, F. (2007). "Differential Influence of Two Acanthocephalan Parasites on the Antipredator Behaviour of Their Common Intermediate Host" *Animal Behaviour*, **74** (5): 1311-1317.
- Kaplan, A. (2006). *The Conduct of Inquiry: Methodology for Behavioral Science*, New Brunswick, N.J., Transaction, 428 pages.
- Keeley, B. L. (2004). "Anthropomorphism, Primatomorphism, Mammalomorphism: Understanding Cross-Species Comparisons" *Biology and Philosophy*, **19** (4): 521-540.
- Kennedy, J. S. (1992). *The New Anthropomorphism*, Cambridge, Cambridge University Press, 194 pages.
- Kennedy, M. et Gray, R. D. (1993). "Can Ecological Theory Predict the Distribution of Foraging Animals? A Critical Analysis of Experiments on the Ideal Free Distribution" *Oikos*, **68** (1): 158-166.
- Khalidi, M. A. (1993). "Carving Nature at the Joints" *Philosophy of Science*, **60** (1): 100-113.
- Kingsland, S. E. (1995). *Modeling Nature -Episodes in the History of Population Ecology*, 2^e éd., Chicago, The University of Chicago Press, Science and Its Conceptual Foundations, 306 pages.
- Kleisner, K. (2007). "The Formation of the Theory of Homology in Biological Sciences" *Acta Biotheoretica*, **55** (4): 317-340.
- Klopfer, P. H. (1973). *An Introduction to Animal Behavior -Ethology's First Century*, 2^e éd., Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall Inc, 332 pages.
- Knuuttila, T. (2005). "Models, Representation, and Mediation" *Philosophy of Science*, **72** (5): 1260-1271.
- Kokko, H., Brooks, R., *et al.* (2003). "The Evolution of Mate Choice and Mating Biases" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270** (1515): 653-664.
- Kokko, H., Brooks, R., *et al.* (2002). "The Sexual Selection Continuum" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269** (1498): 1331-1340.
- Kokko, H., Jennions, M. D. et Brooks, R. (2006). "Unifying and Testing Models of Sexual Selection" *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37** (1): 43-66.
- Kozłowski, J. (1999). "Adaptation: A Life History Perspective" *Oikos*, **86** (2): 184-194.
- Krebs, J. R. (1971). "Territory and Breeding Density in the Great Tit, *Parus Major* L." *Ecology*, **52** (1): 2-22.

- Krebs, J. R. (1978). "Optimal Foraging: Decision Rules for Predators", in *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J. R. Krebs et N. B. Davies éd., Oxford, Blackwell Scientific Publications, pages 23-63.
- Krebs, J. R. (1985). "Sociobiology Ten Years On" *New Scientist*, **108** (1476): 40-43.
- Krebs, J. R. et Davies, N. B. (1978a). "Introduction: Ecology, Natural Selection and Social Behaviour", in *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J. R. Krebs et N. B. Davies éd., Oxford, Blackwell Scientific Publications, pages 1-18.
- Krebs, J. R. et Davies, N. B., éd. (1978b). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, J. R. et Davies, N. B., éd. (1997). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4^eéd., Oxford, Blackwell Science.
- Krebs, J. R., Erichsen, J., *et al.* (1977). "Optimal Prey Selection in the Great Tit (*Parus Major*)" *Animal Behaviour*, **25** (1): 30-38.
- Krebs, J. R., MacRoberts, M. H. et Cullen, J. M. (1972). "Flocking and Feeding in the Great Tit *Parus Major* -an Experimental Study" *Ibis*, **114** (4): 507-530.
- Krebs, J. R. et Sjölander, S. (1992). "Konrad Zacharias Lorenz. 7 November 1903-27 February 1989" *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society*, **38**: 211-228.
- Kruuk, H. (2003). *Niko's Nature –the Life of Niko Tinbergen and His Science of Animal Behaviour*, Oxford, Oxford University Press, 391 pages.
- Kuhn, T. (1983). *La structure des révolutions scientifiques*, Paris, Flammarion, 284 pages.
- Kupiec, J.-J., Lecointre, G., *et al.*, éd. (2008). *Modèles, Simulations, Systèmes*, Matière Première -Revue d'épistémologie et d'études matérialistes, Paris, Editions Syllepse.
- Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*, Oxford, Clarendon, 343 pages.
- Lack, D. (1965). "Evolutionary Ecology" *The Journal of Ecology*, **53** (2): 237-245.
- Lakatos, I. (1970). "History of Science and Its Rational Reconstructions" *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, **1970**: 91-136.
- Laland, K. N. et Brown, G. R. (2002). *Sense & Nonsense -Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*, Oxford, Oxford University Press, 369 pages.
- Lattal, K. A. (1998). "A Century of Effect: Legacies of E. L. Thorndike's Animal Intelligence Monograph." *Journal of the experimental analysis of behavior*, **70** (3): 325-336.

- Lawson, A. E. (2005). "What Is the Role of Induction and Deduction in Reasoning and Scientific Inquiry?" *Journal of Research in Science Teaching*, **42** (6): 716-740.
- Le Bihan, S. (2008). "La conception sémantique des théories scientifiques II. Comment peut-elle rester sémantique?" in *Matière Première -Modèles, Simulations, Systèmes*, J.-J. Kupiec, G. Lecointre, M. Silberstein et F. Varenne éd., n°3, Paris, Editions Syllepse, pages 35-55.
- Lecourt, D. (2002). *L'epistémologie historique de Gaston Bachelard*, 11^e éd., Paris, Librairie Philosophique J. Vrin, Bibliothèque D'histoire De La Philosophie, 125 pages.
- Lehrman, D. S. (1953). "A Critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behavior" *Quarterly Review of Biology*, **28** (4): 337-363.
- Lehrman, D. S. (2001). "A Critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behavior", in *Cycles of Contingency -Developmental Systems and Evolution*, S. Oyama, P. E. Griffiths et R. D. Gray éd., Cambridge, MA, The MIT Press, pages 25-39.
- Leplin, J. (1989). "Confirmation in Sociobiology: Comments on Barbara Horan's 'Functional Explanations in Sociobiology'" *Biology and Philosophy*, **4** (2): 169-172.
- Levins, R. (1966). "The Strategy of Model Building in Population Biology" *American Scientist*, **54** (4): 421-431.
- Lewens, T. (2000). "Function Talk and the Artefact Model" *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **31** (1): 95-111.
- Lewens, T. (2007). "Adaptation", in *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*, D. L. Hull et M. Ruse éd., Cambridge, Cambridge University Press, pages 1-21.
- Lewontin, R. C. (1961). "Evolution and the Theory of Games" *Journal of Theoretical Biology*, **1** (3): 382-403.
- Lewontin, R. C. (1979). "Sociobiology as an Adaptationist Program" *Behavioral Science*, **24** (1): 5-14.
- Longo, G. (2008). "Des sciences exactes aux phénomènes du vivant, à partir de Schrödinger: Mathématiques, programme et modèles", in *Matière Première - Modèles, Simulations, Systèmes*, J.-J. Kupiec, G. Lecointre, M. Silberstein et F. Varenne éd., n°3, Paris, Editions Syllepse, pages 125-152.
- Lorenz, K. Z. (1937a). "Biologische Fragestellung in Der Tierpsychologie" *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **1**: 24-32.
- Lorenz, K. Z. (1937b). "The Companion in the Bird's World" *The Auk*, **54** (3): 245-273.

- Lorenz, K. Z. (1937c). "Über Die Bildung Des Instinktbegriffes" *Naturwissenschaften*, **25** (21): 324-331.
- Lorenz, K. Z. (1950). "The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Pattern" *Symposia of the Society of Experimental Biology*, **4**: 221-268.
- Lorenz, K. Z. (1953). "The Scientific Value of a Group Collection of Live Animals" *The Wilson Bulletin*, **65** (1): 59-62.
- Lorenz, K. Z. (1966). *On Aggression*, London, Methuen and Co., 285 pages.
- Lorenz, K. Z. (1967). *Evolution et modification du comportement -l'inné et l'acquis*, Paris, Payot, Bibliothèque Scientifique -Collection Science De L'homme, 152 pages.
- Lorenz, K. Z. (1970 [1935]). "Companions as Factors in the Bird's Environment", in *Studies in Animal and Human Behaviour*, R. Martin éd., n°1, Cambridge, MA, Harvard University Press, pages 101-258.
- Lorenz, K. Z. (1970 [1937]). "The Establishment of the Instinct Concept", in *Studies in Animal and Human Behaviour*, R. Martin éd., n°1, Cambridge, MA, Harvard University Press, pages 259-315.
- Lorenz, K. Z. (1973). "The Fashionable Fallacy of Dispensing with Description" *Naturwissenschaften*, **60** (1): 1-9.
- Lorenz, K. Z. (1984[1978]). *Les fondements de l'éthologie*, Paris, Flammarion, 426 pages.
- Lorenz, K. Z. et Tinbergen, N. (1938). "Taxis Und Instinkhandlung in Der Eirollbewegung Der Graugans" *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **2**: 1-29.
- MacArthur, R. H. (1958). "Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests" *Ecology*, **39** (4): 599-619.
- MacArthur, R. H. et Pianka, E. R. (1966). "On Optimal Use of a Patchy Environment" *The American Naturalist*, **100** (916): 603-609.
- Machamer, P., Darden, L. et Craver, C. F. (2000). "Thinking About Mechanisms" *Philosophy of Science*, **67** (1): 1-25.
- MacNulty, D. R. et Smith, D. W. (2007). "A Proposed Ethogram of Large-Carnivore Predatory Behavior, Exemplified by the Wolf" *Journal of Mammalogy*, **88** (3): 595-605.
- Makkink, G. F. (1936). "An Attempt at an Ethogram of the European Avocet" *Ardea*, **25**: 1-62.
- Malmer, N. et Ranta, E. (1999). "Editorial" *Oikos*, **84** (1): 3-4.

- Manning, A. (1979). *An Introduction to Animal Behaviour*, London, Edward Arnold (Publisher) Ltd, A Series of Student Texts in Contemporary Biology, 329 pages.
- Manning, A. (2005). "Four Decades on from the 'Four Questions'" *Animal Biology*, **55** (4): 287-296.
- Marshall, W. H., Gordon, W. G. et Schwab, R. G. (1962). "Early Summer Activities of Porcupines as Determined by Radio-Positioning Techniques" *The Journal of Wildlife Management*, **26** (1): 75-79.
- Martin, P. et Bateson, P. (2007). *Measuring Behaviour -an Introductory Guide*, 3^e éd., Cambridge, Cambridge University Press, 176 pages.
- Martins, E. P., Ed. (1996). *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*, New York, Oxford University Press.
- Mast, S. O. (1918). "Problems, Methods and Results in Behavior" *Science*, **48** (1250): 579-588.
- Maynard Smith, J. (1974). "The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflict" *Journal of Theoretical Biology*, **47** (1): 209-221.
- Maynard Smith, J. (1979). "Game Theory and the Evolution of Behaviour" *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences (1934-1990)*, **205** (1161): 475-488.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge, Cambridge University Press, 224 pages.
- Maynard Smith, J. et Harper, D. (2003). *Animal Signals*, Oxford, Oxford University Press, Oxford Series in Ecology and Evolution, 166 pages.
- Maynard Smith, J. et Price, G. R. (1973). "The Logic of Animal Conflict" *Nature*, **246** (5427): 15-18.
- Mayr, E. (1940). "Speciation Phenomena in Birds" *The American Naturalist*, **74** (752): 249-278.
- Mayr, E. (1961). "Cause and Effect in Biology" *Science*, **134** (3489): 1501-1506.
- Mayr, E. (1969). *Principles in Systematic Zoology*, New York, McGraw-Hill, 428 pages.
- Mayr, E. (1988). *Toward a New Philosophy of Biology -Observations of an Evolutionist*, Cambridge Mass, The Belknap Press of Harvard University, 564 pages.
- McFarland, D. et Houston, A. I. (1981). *Quantitative Ethology -the State Space Approach*, London, Pitman Books Limited, 204 pages.

- McKinney, W. J. (1991). "Experimenting on and Experimenting With: Polywater and Experimental Realism" *The British Journal for the Philosophy of Science*, **42** (3): 295-307.
- McNeil Alexander, R. (1996). *Optima for Animals*, Princeton, NJ, Princeton University Press, 169 pages.
- Milinski, M. et Heller, R. (1978). "Influence of a Predator on Optimal Foraging Behavior of Sticklebacks (*Gasterosteus Aculeatus* L.)" *Nature*, **275** (5681): 642-644.
- Mill, J. S. (1843). *A System of Logic, Ratiocinative and Inductive, Being a Connected View of the Principles of Evidence, and the Method of Scientific Investigation*, Tome II, London, John W. Parker, West Strand, 624 pages.
- Millikan, R. G. (1989). "An Ambiguity in the Notion 'Function'" *Biology and Philosophy*, **4** (2): 172-176.
- Möbius, K. A. (1877). *Die Auster Und Die Austernwirtschaft*, Berlin, Verlag von Wiegandt, 126 pages.
- Molen, P. P. (1979). "The Ethology of Inter-Individual Differences" *Acta Biotheoretica*, **28** (2): 123-134.
- Moretz, J. A., Martins, E. P. et Robison, B. D. (2007). "Behavioral Syndromes and the Evolution of Correlated Behavior in Zebrafish" *Behav. Ecol.*: arm011.
- Morgan, C. L. (1903a). *An Introduction to Comparative Psychology*, London, Walter Scott Publishing, 381 pages.
- Morgan, C. L. (1903b). *An Introduction to Comparative Psychology*, The Mead Project. de http://www.brocku.ca/MeadProject/Morgan/Morgan_1903/Morgan_1903_toc.html.
- Morgan, M. S. et Morrison, M., éd. (1999). *Models as Mediators -Perspective on Natural and Social Science*, Ideas in Context, Cambridge, Cambridge University Press.
- Morgan, T. H. (1910). "Chance or Purpose in the Origin and Evolution of Adaptation" *Science*, **31** (789): 201-210.
- Morris, D. (1956). "The Feather Postures of Birds and the Problem of the Origin of Social Signals" *Behaviour*, **9** (2/3): 75-113.
- Morris, D. (1967). *The Naked Ape -a Zoologist's Study of the Human Animal.* , London, Cape, 252 pages.
- Morrison, M. (1999). "Models as Autonomous Agents", in *Models as Mediators - Perspectives on Natural and Social Science*, M. S. Morgan et M. Morrison éd., Cambridge, Cambridge University Press, pages 38-65.

- Morrison, M. et Morgan, M. S. (1999a). "Introduction", in *Models as Mediators - Perspectives on Natural and Social Science*, M. S. Morgan et M. Morrison éd., Cambridge, Cambridge University Press, pages 1-9.
- Morrison, M. et Morgan, M. S. (1999b). "Models as Mediating Instruments", in *Models as Mediators - Perspectives on Natural and Social Science*, M. S. Morgan et M. Morrison éd., Cambridge, Cambridge University Press, pages 10-37.
- Nash, J. F. (1950a). "The Bargaining Problem" *Econometrica*, **18** (2): 155-162.
- Nash, J. F. (1950b). "Equilibrium Points in N-Person Games" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **36** (1): 48-49.
- Nash, J. F. (1953). "Two-Person Cooperative Games" *Econometrica*, **21** (1): 128-140.
- Neander, K. (1991). "Function as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defense" *Philosophy of Science*, **58** (2): 168-184.
- Nee, S., Read, A. F. et Harvey, P. H. (1996). "Why Phylogenies Are Necessary for Comparative Analysis", in *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*, E. P. Martins éd., New York, Oxford University Press, pages 399-411.
- Nelson, K. (1964). "The Temporal Patterning of Courtship Behaviour in the Glandulocaudine Fishes (Ostariophysi, Characidae)" *Behaviour*, **24**: 90-145.
- Noble, D. (2002). "Modeling the Heart--from Genes to Cells to the Whole Organ" *Science*, **295** (5560): 1678 - 1682.
- Nouvel, P. (2002a). "Modèles et métaphores", in *Enquête sur le concept de modèle*, P. Nouvel éd., Science, Histoire et Société, Paris, PUF, pages 189-202.
- Nouvel, P., Ed. (2002b). *Enquête Sur Le Concept De Modèle*, Science, Histoire et Société, Paris, PUF.
- O'Donald, P. (1962). "The Theory of Sexual Selection" *Heredity*, **17** (4): 541-552.
- O'Donald, P. (1967). "A General Model of Sexual and Natural Selection" *Heredity*, **22** (4): 499-518.
- Okasha, S. (2001). "Why Won't the Group Selection Controversy Go Away?" *Br J Philos Sci*, **52** (1): 25-50.
- Ord, T. J., Martins, E. P., et al. (2005). "Trends in Animal Behaviour Research (1968-2002): Ethoinformatics and the Mining of Library Databases" *Animal Behaviour*, **69** (6): 1399-1413.
- Orians, G. H. (1969). "On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals" *The American Naturalist*, **103** (934): 589-603.

- Orians, G. H. et Pearson, N. E. (1979). "On the Theory of Central Place Foraging", in *Analysis of Ecological Systems*, D. J. Horn, R. Mitchell et G. R. Stair éd., Columbus, OH, Ohio State University Press, pages 155-177.
- Orzack, S. (2005). "Discussion: What, If Anything, Is "The Strategy of Model Building in Population Biology?"; a Comment on Levins (1966) and Odenbaugh (2003)" *Philosophy of Science*, **72** (3): 479-485.
- Orzack, S. H. et Sober, E. (1993). "A Critical Assessment of Levins's "The Strategy of Model Building in Population Biology (1966)" *Quarterly Review of Biology*, **68** (4): 533-546.
- Orzack, S. H. et Sober, E. (2001). "Introduction", in *Adaptationism and Optimality*, S. H. Orzack et E. Sober éd., Cambridge Studies in Philosophy and Biology, Cambridge, Cambridge University Press, pages 1-23.
- Osborn, h. F. (1895). "The Hereditary Mechanism and the Search for the Unknown Factors of Evolution" *The American Naturalist*, **29** (341): 418-439.
- Owens, I. P. F. (2006). "Where Is Behavioural Ecology Going?" *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (7): 356-361.
- Park, T. (1946). "Some Observations on the History and Scope of Population Ecology" *Ecological Monographs*, **16** (4): 313-320.
- Parker, G. A. (1970a). "The Reproductive Behaviour and the Nature of Sexual Selection in *Scatophaga Stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). Ii. The Fertilization Rate Anad Spatial and Temporal Relationships of Each Sex around the Site of Mating and Oviposition" *Journal of animal ecology*, **39** (1): 205-228.
- Parker, G. A. (1970b). "The Reproductive Behaviour and the Nature of Sexual Selection in *Scatophaga Stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). Vii. The Origine and Evolution of the Passive Phase" *Evolution*, **24** (4): 774-788.
- Parker, G. A. (1970c). "Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects" *Biological Review, Cambridge Philosophical Society*, **45**: 525-568.
- Parker, G. A. (1978). "Searching for Mates", in *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J. R. Krebs et N. B. Davies éd., Oxford, Blackwell Scientific Publications, pages 214-244.
- Parker, G. A. (1993). "Sperm Competition Games: Sperm Size and Sperm Number under Adult Control" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **253** (1338): 245-254.
- Parker, G. A. (1998). "Sperm Competition and the Evolution of Ejaculates: Toward a Theory Base", in *Sperm Competition and Sexual Selection*, T. R. Birkhead et A. P. Møller éd., London, Academic Press, pages 3-54.

- Parker, G. A. (2001). "Golden Flies, Sunlit Meadows: A Tribute to the Yellow Dungfly", in *Model Systems in Behavioral Ecology: Integrating Conceptual, Theoretical, and Empirical Approaches*, L. A. Dugatkin éd., Monographs in Behavior and Ecology, Princeton, Princeton University Press, pages 3-26.
- Parker, G. A. (2006). "Behavioural Ecology: Natural History as Science", in *Essays in Animal Behaviour*, J. R. Lucas et L. W. Simmons éd., London, Elsevier Academic Press, pages 23-56.
- Parker, G. A. et Begon, M. E. (1993). "Sperm Competition Games: Sperm Size and Number under Gametic Control" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **253** (1338): 255-262.
- Parker, G. A. et Stuart, R. A. (1976). "Animal Behavior as a Strategy Optimizer: Evolution of Resource Assessment Strategies and Optimal Emigration Thresholds" *The American Naturalist*, **110** (976): 1055-1076.
- Parrochia, D. (1990). "Quelques aspects épistémologiques et historiques des notions de "Système" et de "Modèle"", in *La modélisation: Confluent des sciences*, M. Brissaud, M. Forsé et Z. Abdelkader éd., Paris, Editions du CNRS, pages 215-233.
- Pearl, R. (1922). "Trends of Modern Biology" *Science*, **56** (1456): 581-592.
- Pearson, K. (1903). "Biometry and Biometrika" *Science*, **17** (432): 592-594.
- Perry, G. et Pianka, E. R. (1997). "Animal Foraging: Past, Present and Future" *Trends in Ecology & Evolution*, **12** (9): 360-364.
- Phillips, J. (1931). "The Biotic Community" *The Journal of Ecology*, **19** (1): 1-24.
- Pigliucci, M. (2007). "Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis" *Evolution*, **61**: 2743-2749.
- Pigliucci, M. et Kaplan, J. (2000). "The Fall and Rise of Dr Pangloss: Adaptationism and the Spandrels Paper 20 Years Later" *Trends in Ecology & Evolution*, **15** (2): 66-70.
- Plaistow, S. J., Bollache, L. et Cézilly, F. (2003). "Energetically Costly Precopulatory Mate Guarding in the Amphipod *Gammarus Pulex*: Causes and Consequences" *Animal Behaviour*, **65** (4): 683-691.
- Plutynski, A. (2006). "Strategies of Model Building in Population Genetics" *Philosophy of Science*, **73** (5): 755-764.
- Popper, K. R. (2002). *Conjecture and Refutation. The Growth of Scientific Knowledge*, New York NY, Routledge Classics, 688 pages.
- Portides, D. (2005). "Scientific Models and the Semantic View of Scientific Theories" *Philosophy of Science*, **72** (5): 1287-1298.

- Poulin, R. (1995). "'Adaptive' Changes in the Behaviour of Parasitized Animals: A Critical Review" *International Journal for Parasitology*, **25** (12): 1371-1383.
- Pratt, V. (1972). "Biological Classification" *The British Journal for the Philosophy of Science*, **23** (4): 305-327.
- Preston, B. (1994). "Behaviorism and Mentalism: Is There a Third Alternative?" *Synthese*, **100** (2): 167-196.
- Queiroz, K. d. (1988). "Systematics and the Darwinian Revolution" *Philosophy of Science*, **55** (2): 238-259.
- Radick, G. (2007). "'Essay Review: The Ethologist's World'" *Journal of the History of Biology*, **40** (3): 565-575.
- Reichenbach, H. (1965 [1920]). *The Theory of Relativity and a Priori Knowledge*, Berkeley, CA, University of California Press, 116 pages.
- Resnik, D. B. (1989). "Sociobiology and Panglossianism" *Biology and Philosophy*, **4** (2): 182-185.
- Resnik, D. B. (1996). "Adaptationism: Hypothesis or Heuristic?" *Biology and Philosophy*, **12** (1): 39-50.
- Richards, E. J. (2006). "Inherited Epigenetic Variation -Revisiting Soft Inheritance" *Nat Rev Genet*, **7** (5): 395-401.
- Richards, R. (2003). "Character Individuation in Phylogenetic Inference" *Philosophy of Science*, **70** (2): 264-279.
- Richardson, J. M. L. (2001). "A Comparative Study of Activity Levels in Larval Anurans and Response to the Presence of Different Predators" *Behav. Ecol.*, **12** (1): 51-58.
- Richardson, J. M. L. (2002). "A Comparative Study of Phenotypic Traits Related to Resource Utilization in Anuran Communities" *Evolutionary Ecology*, **16** (2): 101-122.
- Riechert, S. E. et Hammerstein, P. (1983). "Game Theory in the Ecological Context" *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**: 377-409.
- Riechert, S. E. et Hedrick, A. V. (1993). "A Test of Correlations among Fitness-Related Behavioral Traits in the Spider, *Agelenopsis Aperta* (Araneae, Agelinadae)" *Animal Behaviour*, **46** (4): 669-675.
- Riess, B. F. (1950). "The Isolation of Factors of Learning and Native Behavior in Field and Laboratory Studies" *Annals of the New York Academy of Sciences*, **51** (Methodology and the Techniques for the Study of Animal Societies): 1093-1102.

- Ristau, C. A. (1992). "Cognitive Ethology: Past, Present and Speculations on the Future" *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, **1992**: 125-136.
- Robinson, E., Richardson, T., *et al.* (2009). "Radio Tagging Reveals the Roles of Corpulence, Experience and Social Information in Ant Decision Making" *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63** (5): 627-636.
- Rolland, C., Danchin, E. et de Fraipont, M. (1998). "The Evolution of Coloniality in Birds in Relation to Food, Habitat, Predation, and Life History Traits: A Comparative Analysis" *The American Naturalist*, **151** (6): 514-529.
- Ropert-Coudert, Y. et Wilson, R. P. (2005). "Trends and Perspectives in Animal-Attached Remote Sensing" *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3** (8): 437-444.
- Rosales, A. (2005). "John Maynard Smith and the Natural Philosophy of Adaptation" *Biology and Philosophy*, **20** (5): 1027-1040.
- Rose, E., Nagel, P. et Haag-Wackernagel, D. (2006). "Spatio-Temporal Use of the Urban Habitat by Feral Pigeons (*Columba Livia*)" *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60** (2): 242-254.
- Rosenberg, A. (1985). *The Structure of Biological Science*, Cambridge, Cambridge University Press, 281 pages.
- Rosenberg, A. (2005). *Philosophy of Science -a Contemporary Introduction*, 2^e éd., New York, Routledge, Routledge Contemporary Introductions to Philosophy, 213 pages.
- Rosenblueth, A., Wiener, N. et Bigelow, J. (1943). "Behavior, Purpose and Teleology" *Philosophy of Science*, **10** (1): 18-24.
- Ruse, M. (1973). *The Philosophy of Biology*, London, Hutchinson, Philosophical Topics, 231 pages.
- Ruse, M. (1988). *Philosophy of Biology Today*, New York, State University of New York Press, Suny Series in Philosophy and Biology, 155 pages.
- Russell, R. W. (1951). "Review: The Comparative Method in the Study of Behaviour" *The British Journal for the Philosophy of Science*, **2** (7): 251-255.
- Sanderson, G. C. (1966). "The Study of Mammal Movements: A Review" *The Journal of Wildlife Management*, **30** (1): 215-235.
- Sansom, R. (2003). "Constraining the Adaptationism Debate" *Biology and Philosophy*, **18** (4): 493-512.

- Schaffer, J. (2007). "The Metaphysics of Causation", in *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, <http://plato.stanford.edu/entries/causation-metaphysics/>, Zalta, Edward N.
- Schleidt, W. M. (1985). "Learning and the Description of the Environment", in *Issues in the Ecological Study of Learning*, T. D. Johnston et A. T. Pietrewicz éd., Hillsdale, N.J., Lawrence Erlbaum Associates, pages 305-326.
- Schneirla, T. C. (1946). "Contemporary American Animal Psychology in Perspective", in *Twentieth Century Psychology*, P. L. Harriman éd., Philosophical Library, New York, Ayer Publishing, pages 306-316.
- Schneirla, T. C. (1950). "The Relationship between Observation and Experimentation in the Field Study of Behavior" *Annals of the New York Academy of Sciences*, **51** (Methodology and he Techniques for the Study of Animal Societies): 1022-1044.
- Schneirla, T. C. (1952). "A Consideration of Some Conceptual Trends in Comparative Psychology" *Psychological Bulletin*, **49** (6): 559-597.
- Schneirla, T. C. (1966). "Behavioral Development and Comparative Psychology" *The Quarterly Review of Biology*, **41** (3): 283-302.
- Scott, J. P. (1962). "Animal Behavior as a Biological Discipline" *The American Biology Teacher*, **24** (2): 91-95.
- Segerstråle, U. (2000). *Defenders of the Truth: The Sociobiology Debate*, Oxford, Oxford University Press, 512 pages.
- Shapere, D. (1982). "The Concept of Observation in Science and Philosophy" *Philosophy of Science*, **49** (4): 485-525.
- Shelford, V. E. (1915). "Principles and Problems of Ecology as Illustrated by Animals" *The Journal of Ecology*, **3** (1): 1-23.
- Sherry, D. F. et Galef, J. B. G. (1984). "Cultural Transmission without Imitation: Milk Bottle Opening by Birds" *Animal Behaviour*, **32** (3): 937-938.
- Sherry, D. F. et Galef, J. B. G. (1990). "Social Learning without Imitation: More About Milk Bottle Opening by Birds" *Animal Behaviour*, **40** (5): 987-989.
- Sih, A., Bell, A. et Johnson, J. C. (2004). "Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview" *Trends in Ecology & Evolution*, **19** (7): 372-378.
- Sih, A., Bell, A. M., et al. (2004). "Behavioral Syndromes: An Integrative Overview" *The Quarterly Review of Biology*, **79** (3): 241-277.

- Sinervo, B. et Clobert, J. (2008). "Life History Strategies, Multidimensional Trade-Offs, and Behavioural Syndromes", in *Behavioural Ecology*, E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly éd., Oxford, Oxford University Press, pages 135-183.
- Skinner, B. F. (1956). "A Case History in Scientific Method" *American Psychologist*, **11** (5): 221-233.
- Slobodkin, L. B. et Rapoport, A. (1974). "An Optimal Strategy of Evolution" *The Quarterly Review of Biology*, **49** (3): 181-200.
- Snowdon, C. T. (1983). "Ethology, Comparative Psychology, and Animal Behavior" *Annual Review of Psychology*, **34**: 63.
- Sober, E. (1998). "Black Box Inference: When Should Intervening Variables Be Postulated?" *Br J Philos Sci*, **49** (3): 469-498.
- Spearman, C. (1904a). "'General Intelligence,' Objectively Determined and Measured" *The American Journal of Psychology*, **15** (2): 201-292.
- Spearman, C. (1904b). "The Proof and Measurement of Association between Two Things" *The American Journal of Psychology*, **15** (1): 72-101.
- Spearman, C. (1907). "Demonstration of Formulae for True Measurement of Correlation" *The American Journal of Psychology*, **18** (2): 161-169.
- Stamps, J. A. (1991). "Why Evolutionary Issues Are Reviving Interest in Proximate Behavioral Mechanisms" *American Zoologist*, **31** (2): 338-348.
- Stewart, J. (2002). "La modélisation en biologie", in *Enquête sur le concept de modèle*, P. Nouvel éd., Science, Histoire Et Société, Paris, PUF, pages 43-66.
- Stuart, A. E., Hunter, F. F. et Currie, D. C. (2002). "Using Behavioural Characters in Phylogeny Reconstruction" *Ethology Ecology & Evolution*, **14** (2): 129-139.
- Suppes, P. (1962). "Models of Data", in *Logic, Methodology, and Philosophy of Science: Proceedings of the 1960 International Congress*, E. Nagel, P. Suppes et A. Tarski éd., Stanford, Stanford University Press, pages 252-261.
- Takami, Y. (2007). "Spermatophore Displacement and Male Fertilization Success in the Ground Beetle *Carabus Insulicola*" *Behav. Ecol.*, **18** (3): 628-634.
- Tansley, A. G. (1920). "The Classification of Vegetation and the Concept of Development" *The Journal of Ecology*, **8** (2): 118-149.
- Tansley, A. G. (1935). "The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms" *Ecology*, **16** (3): 284-307.
- Taton, R., Ed. (1964). *Tome III. La science contemporaine*, Histoire générale des sciences, Paris, PUF.

- ten Cate, C. (2000). "How Learning Mechanisms Might Affect Evolutionary Processes" *Trends in Ecology & Evolution*, **15** (5): 179-181.
- Thagard, P. (2007). "Coherence, Truth, and the Development of Scientific Knowledge" *Philosophy of Science*, **74** (1): 28-47.
- Théry, M. et Casas, J. (2002). "Predator and Prey Views of Spider Camouflage" *Nature*, **415** (6868): 133.
- Thierry, B. (2005). "Integrating Proximate and Ultimate Causation: Just One More Go!" *Current Science*, **89** (7): 1180-1183.
- Thomas, F., Adamo, S. et Moore, J. (2005). "Parasitic Manipulation: Where Are We and Where Should We Go?" *Behavioural Processes*, **68** (3): 185-199.
- Thomas, M. (1926). *Jean Henri Fabre et la science -Réponse à Etienne Rabaud*, Bruxelles, Maurice Lamertin, 145 pages.
- Thomson-Jones, M. (2006). "Models and the Semantic View" *Philosophy of Science*, **73** (5): 524-535.
- Thorndike, E. L. (1898). "Animal Intelligence: An Experimental Study of the Associative Processes in Animals" *Psychological Review. Monograph Supplements*, **2** (8): 1-109.
- Thorpe, W. H. (1979). *The Origins and Rise of Ethology -the Science of the Natural Behaviour of Animals*, London, Heinemann Educational Books Ltd, 174 pages.
- Tinbergen, E. A. et Tinbergen, N. (1972). *Early Childhood Autism: An Ethological Approach*, Berlin, Parey, 53 pages.
- Tinbergen, N. (1939). "On the Analysis of Social Organization among Vertebrates, with Special Reference to Birds" *American Midland Naturalist*, **21** (1): 210-234.
- Tinbergen, N. (1942). "An Objectivistic Study of the Innate Behaviour of Animals" *Bibliotheca Biotheoretica*, **1** (2): 39-98.
- Tinbergen, N. (1950). "The Hierarchical Organization of Nervous Mechanisms Underlying Instinctive Behaviour" *Symposia of the Society of Experimental Biology*, **4**: 305-312.
- Tinbergen, N. (1952). ""Derived" Activities; Their Causation, Biological Significance, Origin, and Emancipation During Evolution" *The Quarterly Review of Biology*, **27** (1): 1-32.
- Tinbergen, N. (1959). "Behaviour, Systematics, and Natural Selection" *Ibis*, **101** (3-4): 318-330.

- Tinbergen, N. (1963). "On Aims and Methods of Ethology" *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**: 410-433.
- Tinbergen, N. (1968). "On War and Peace in Animals and Man" *Science*, **160** (3835): 1411-1418.
- Tinbergen, N. (1974). "Ethology and Stress Diseases" *Science*, **185** (4145): 20-27.
- Tinbergen, N. (1974 [1951]). *The Study of Instinct*, Oxford, Oxford University Press, 228 pages.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., *et al.* (1962). "Egg Shell Removal by the Black-Headed Gull, *Larus Ridibundus L.*; a Behaviour Component of Camouflage" *Behaviour*, **19**: 74-116.
- Tinbergen, N., Kruuk, H. et Paillette, M. (1962a). "Egg-Shell Removal by the Black-Headed Gull (*Larus R. Ridibundus L.*). Ii. The Effects of Experience on the Response to Colour" *Bird Study*, **9**: 123-131.
- Tinbergen, N., Kruuk, H., *et al.* (1962b). "How Do Black-Headed Gulls Distinguish between Eggs and Egg-Shells?" *Brit. Birds*, **55**: 120-129.
- Tinbergen, N. et Tinbergen, E. A. (1983). *Autistic Children. New Hope for a Cure*, London, G. Allen & Unwin, 362 pages.
- Tinbergen, N. et Van Iersel, J. J. A. (1948). ""Displacement Reactions" In the Three-Spined Stickleback" *Behaviour*, **1**: 56-63.
- Tolman, E. C. et Brunswik, E. (1935). "The Organism and the Causal Texture of the Environment" *Psychological Review*, **42** (1): 43-77.
- Torres-Vila, L. M., Rodríguez-Molina, M. C., *et al.* (2001). "Polyandry in Lepidoptera: A Heritable Trait in *Spodoptera Exigua* Hübner" *Heredity*, **86** (2): 177-183.
- Touwaide, A. (1995). "Stratégies thérapeutiques: Les médicaments", in *Histoire de la pensée médicale en occident*, M. D. Grmek éd., n°Tome 1 : Antiquité et Moyen Age, Paris, Seuil, pages 227-237.
- Travis, J. et Reznick, D. N. (1998). "Experimental Approaches to the Study of Evolution", in *Experimental Ecology : Issues and Perspectives*, W. J. Reisetarits et J. Bernardo éd., New York, Oxford University Press, pages 437-460.
- Tregenza, T., Parker, G. A. et Thompson, D. J. (1996). "Interference and the Ideal Free Distribution: Models and Tests" *Behav. Ecol.*, **7** (4): 379-386.
- Trivers, R. L. (1971). "The Evolution of Reciprocal Altruism" *The Quarterly Review of Biology*, **46** (1): 35-57.

- Tversky, A. et Kahneman, D. (1974). "Judgment under Uncertainty: Heuristics and Biases" *Science*, **185** (4157): 1124-1131.
- Udvardy, M. F. D. (1959). "Notes on the Ecological Concepts of Habitat, Biotope and Niche" *Ecology*, **40** (4): 725-728.
- Utaker, A. (2002). "Analogies, métaphores et concepts", in *Enquête sur le concept de modèle*, P. Nouvel éd., Science, Histoire et Société, Paris, PUF, pages 203-221.
- van Fraassen, B. C. (1980). *The Scientific Image*, Oxford, Oxford University Press, 248 pages.
- van Fraassen, B. C. (1991). *Quantum Mechanics: An Empirist View*, Oxford, Oxford University Press, 541 pages.
- van Fraassen, B. C. (2006). "Representation: The Problem for Structuralism" *Philosophy of Science*, **73** (5): 536-547.
- van Fraassen, B. C. (2008). *Scientific Representation: Paradoxes of Perspective*, Oxford, Oxford University Press, 408 pages.
- van Oers, K., de Jong, G., *et al.* (2005). "Contribution of Genetics to the Study of Animal Personalities: A Review of Case Studies" *Behaviour*, **142**: 1185-1206.
- van Staaden, M. J. (1998). "Ethology: At 50 and Beyond" *Trends in Ecology & Evolution*, **13** (1): 6-8.
- Verner, J. (1965). "Selection for Sex Ratio" *The American Naturalist*, **99** (908): 419-421.
- Vestal, A. G. (1913). "An Associational Study of Illinois Sand Prairie" *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.*, **10**: 1-96.
- Vicedo, M. (2000). "Experimentation in Early Genetics -the Implications of the Historical Character of Science for Scientific Realism", in *Biology and Epistemology*, R. Creath et J. Maienschein éd., Cambridge Studies in Philosophy and Biology, Cambridge, Cambridge University Press, pages 215-243.
- Visscher, P. M., Hill, W. G. et Wray, N. R. (2008). "Heritability in the Genomics Era - Concepts and Misconceptions" *Nat Rev Genet*, **9** (4): 255-266.
- von Frisch, K. (1967). *The Dance Language and Orientation of Bees*, Cambridge, MASS., The Belknap Press of Harvard University Press, 566 pages.
- von Hippel, E. (2005). "Democratizing Innovation: The Evolving Phenomenon of User Innovation" *Journal für Betriebswirtschaft*, **55** (1): 63-78.
- Vyas, A., Kim, S.-K., *et al.* (2007). "Behavioral Changes Induced by Toxoplasma Infection of Rodents Are Highly Specific to Aversion of Cat Odors" *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104** (15): 6442-6447.

- Ward, J. (1891). "J. S. Mill's Science of Ethology" *International Journal of Ethics*, **1** (4): 446-459.
- Warden, C. J. (1928). "The Development of Modern Comparative Psychology" *The Quarterly Review of Biology*, **3** (4): 486-522.
- Watson, J. B. (1924). *Behaviorism*, New York, W. W. Norton & Company, inc., 251 pages.
- Watson, J. B. et McDougall, W. (1928). *The Battle of Behaviorism: An Exposition and an Exposure*, London, K. Paul, Trench, Trubner & Co, 103 pages.
- Webster, J. P., Gowtage-Sequeira, S., et al. (2000). "Predation of Beetles (*Tenebrio Molitor*) Infected with Tapeworms (*Hymenolepis Diminuta*): A Note of Caution for the Manipulation Hypothesis" *Parasitology*, **120** (3): 313-318.
- Weisberg, M. (2007). "Who Is a Modeler?" *Br J Philos Sci*, **58** (2): 207-233.
- Weisberg, M. et Reisman, K. (2008). "The Robust Volterra Principle" *Philosophy of Science*, **75** (1): 106-131.
- Wenzel, J. W. (1992). "Behavioral Homology and Phylogeny" *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 361-381.
- Wilson, D. S. (1983). "The Group Selection Controversy: History and Current Status" *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**: 159-187.
- Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology -the New Synthesis*, 25th Anniversary Edition^e éd., Cambridge, Ma, Belknap Press of Harvard University Press, 695 pages.
- Wilson, E. O. et Hutchinson, E. G. (1989). "Robert Helmer Macarthur", in *Biographical Memoirs*, vol. 58, The National Academy of Sciences, pages 318-327.
- Wilson, J. (1999). *Biological Individuality -the Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge Studies in Philosophy and Biology, 137 pages.
- Wimsatt, W. C. (1985). "Developmental Constraints, Generative Entrenchment and the Innate-Acquired Distinction", in *Integrating Scientific Discipline*, W. Bechtel éd., Dordrecht, Martinus Nijhoff, pages 185-208.
- Woodward, J. (1989). "Data and Phenomena" *Synthese*, **79** (3): 393-472.
- Wouters, A. G. (2003). "Four Notions of Biological Function" *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **34** (4): 633-668.
- Yapp, R. H. (1922). "The Concept of Habitat" *The Journal of Ecology*, **10** (1): 1-17.

Young, J. O. (2001). "The Coherence Theory of Truth", in *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, <http://plato.stanford.edu/entries/diagrams/>, Zalta, Edward N.

Zahavi, A. (1975). "Mate Selection -a Selection for a Handicap" *Journal of Theoretical Biology*, **53** (1): 205-214.

Zahavi, A. (1977). "The Cost of Honesty (Further Remarks on the Handicap Principle)" *Journal of Theoretical Biology*, **67** (3): 603-605.

