

# **LE COMPORTEMENT ANIMAL**



# LE COMPORTEMENT ANIMAL

Cours, méthodes  
et questions de révision

***Luc-Alain Giraldeau***

Professeur à l'université du Québec à Montréal (UQAM)

***Frédérique Dubois***

Professeur à l'université de Montréal

*2<sup>e</sup> édition*

DUNOD

*Illustration de couverture* : © photo Baronb – Fotolia.com

*Illustrations intérieures* : Lionel Auvergne

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique

s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.

Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du

droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, 2009, 2015

5 rue Laromiguière, 75005 Paris

[www.dunod.com](http://www.dunod.com)

ISBN 978-2-10-072360-7

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

# TABLE DES MATIÈRES

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

## Table des matières

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

<b>Chapitre 6 • L'exploitation des ressources</b>	<b>101</b>
6.1 Les ressources	102
6.2 L'optimalité	102
6.3 Choix optimal des ressources	104
a) Le modèle	104
b) Tests du modèle	106
c) Les autres usages du modèle	108
6.4 L'exploitation optimale d'une parcelle	109
a) Le théorème de la valeur marginale	110
b) Tests du modèle	112
6.5 Exploitation et compétition intraspécifique	115
a) La distribution idéale libre	116
Pour en savoir plus	120
Questions de révision	120
Réponses	121
<b>Chapitre 7 • Agression et défense des ressources</b>	<b>123</b>
7.1 Combats dangereux et combats rituels	124
7.2 Une approche par les jeux	125
a) Le jeu faucon-colombe	126
b) Opposants de forces inégales	129
c) Organisation sociale au sein des groupes	130
7.3 Ce qui rend les ressources défendables	132
a) Approche économique à la défense territoriale	132
b) Qu'est-ce qu'une ressource défendable ? (dimensions spatiales et temporelles)	137
c) Stratégies qui contournent l'agression	137
Pour en savoir plus	142
Questions de révision	143
Réponses	143
<b>Chapitre 8 • Comportements reproducteurs</b>	<b>145</b>
8.1 La différence entre un mâle et une femelle	146
a) Conséquences de l'anisogamie	146
b) Le principe de Bateman et la généralisation de Trivers	146
c) Trivers et la sélection sexuelle	147
8.2 La sex-ratio	149
8.3 Comportements issus de la sélection intra-sexuelle	150
a) Les compétitions qui précèdent l'accouplement	151
b) Les compétitions qui suivent l'accouplement	152
8.4 Comportements découlant de la sélection intersexuelle	153
a) Obtention de bénéfices directs	154
b) Obtention de bénéfices indirects	154
c) Transmission culturelle des préférences	158

## Table des matières

8.5 Régimes d'appariement	159
a) La monogamie	159
b) La polygynie	160
c) La polyandrie	162
d) La polygynandrie	162
e) Stratégies alternatives	163
8.6 Soins parentaux	163
a) Qui prend soin des petits ?	163
b) Ajustement de la quantité de soins en fonction de la qualité du père	164
c) Conflits entre les parents et leurs descendants	164
Pour en savoir plus	166
Questions de révision	167
Réponses	167
<b>Chapitre 9 • Communication et information sociale</b>	<b>169</b>
9.1 Les types de communication	169
a) Qu'est-ce que la communication ?	169
b) Communication vraie	171
c) Manipulation	173
9.2 Indiscrétion	178
a) Indiscrétion intra-spécifique	178
b) Indiscrétion interspécifique	179
9.3 Information sociale	181
a) Les indices sociaux	181
b) Information sociale et information publique	181
9.4 Origine des signaux	182
a) La ritualisation	182
b) L'exploitation sensorielle	186
9.5 Modes et fonctions de la communication	186
a) Signaux olfactifs	186
b) Signaux sonores	187
c) Signaux visuels	188
c) Signaux tactiles et électriques	189
Pour en savoir plus	189
Questions de révision	191
Réponses	191
<b>Chapitre 10 • Coopération</b>	<b>193</b>
10.1 Une approche évolutive à la coopération	194
a) La coopération inconditionnelle	194
b) La coopération conditionnelle	195
10.2 Le mutualisme inconditionnel	196
a) Les avantages réduisant la prédation	197
b) Les avantages améliorant l'exploitation des ressources	198

10.3 Le népotisme altruiste	199
a) Népotisme chez les vertébrés	201
b) Népotisme chez les invertébrés : les castes stériles chez les insectes sociaux	203
c) Les mécanismes de reconnaissance des apparentés	204
10.4 Le mutualisme conditionnel	206
a) L'émergence de la stratégie donnant-donnant	207
10.5 L'altruisme réciproque	210
10.6 La coercition	211
Pour en savoir plus	212
Questions de révisions	213
Réponses	213
<b>Glossaire</b>	<b>215</b>
<b>Références bibliographiques</b>	<b>231</b>
<b>Index</b>	<b>237</b>



# AVANT-PROPOS

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

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

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

Dans cette deuxième édition nous avons apporté quelques changements. Nous avons surtout donné écho à l'émergence de nouveaux sujets d'intérêt en comportement animal. Notamment, nous avons ajouté des sections qui portent sur les effets épigénétiques et aux différences individuelles que plusieurs assimilent à des personnalités animales. Nous avons aussi raccourci certaines sections, notamment le chapitre

## **Avant-propos**

sur les causes proches. Enfin nous avons déplacé le chapitre sur l'évolution et la sélection après les causes proches, où son emplacement illustre son importance pour aborder les sujets des chapitres qui suivent.

Luc-Alain Giraldeau et Frédérique Dubois,  
Montréal, mai 2015.

# LES GRANDES QUESTIONS DE L'ÉTHOLOGIE

# 1

## PLAN

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

## OBJECTIFS

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

## 1.1 L'HISTOIRE DE L'ÉTUDE SCIENTIFIQUE DU COMPORTEMENT

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

## a) La psychologie comparée et le behaviorisme américain

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



### ENCART 1.1 Les deux courants historiques

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

#### a) L'approche cartésienne

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

#### b) L'approche darwinienne

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