

LES CLASSIQUES DE L'ETHOLOGIE :

1. LES ORIGINES ET L'ESSOR DE L'ÉTHOLOGIE :

Le témoignage de W.H. THORPE<sup>(\*)</sup>

Ancien directeur du sous-département du comportement animal du département de zoologie de l'Université de Cambridge de 1950 - année de sa création - à 1969, année de son admission à l'éméritat, W.H. THORPE, reconnu par ses pairs comme le plus distingué des éthologues britanniques, était spécialement qualifié, par sa vaste culture et par le rôle qu'il a personnellement joué au cours des quarante dernières années, pour écrire un livre remontant aux origines, décrivant le développement, et esquissant le futur de l'éthologie. Il le fait avec élégance et clarté, sans prétendre à l'exhaustivité; son livre est un témoignage, et c'est ce qui en fait le prix; au carrefour des influences américaines et continentales européennes, principal acteur du développement de l'éthologie en Grande-Bretagne après la guerre, THORPE a personnellement connu les plus grandes figures de l'éthologie mondiale, et nous fait vivre son essor de l'intérieur.

Dans une première partie du livre, l'auteur cerne l'éthologie en tant que discipline et remonte à la recherche de ses origines. Deux disciplines se sont vouées à l'étude du comportement des organismes intacts, animaux ou homme : la psychologie comparative et l'éthologie; elles se sont développées séparément et se sont longtemps ignorées, puis se sont violemment affrontées, avant de coexister et de s'influencer. Au XIX<sup>e</sup> siècle, la psychologie, par voie inductive, étudie les opérations mentales et les états conscients; dès 1880, elle devient comparative, mais son but est la compréhension de l'homme, et dès lors l'animal n'est qu'un matériel inférieur, une préparation expérimentale, envisagé uniquement par rapport à l'homme, et que l'on soumet à des tests et épreuves artificiels, alors même qu'on en ignore encore le comportement de base comme les capacités sensorielles. Au même moment, la théorie darwinienne de l'évolution par voie de sélection naturelle conduit les zoologistes à considérer les animaux non seulement par rapport à l'homme, mais les uns par rapport aux autres; ces zoologistes sont ainsi frappés par la diversité des comportements et par les multiples expressions des adaptations aux conditions du milieu. Aujourd'hui encore,

---

(\*) THORPE, W.H.

The Origins and Rise of Ethology : The Science of the Natural Behaviour of Animals. 1979  
Heinemann Educational Books Ltd, London, 174 p., 17 fig., 2 tabl.,  
14 x 22 cm, £ 6,95.

et même si elles se sont ouvertes l'une à l'autre, les deux disciplines demeurent foncièrement différentes. L'approche éthologique, centrée sur les comportements adaptatifs, implique en effet que l'on connaisse exactement l'environnement auquel l'animal est adapté et la manière dont il surmonte les difficultés qu'il rencontre; l'éthologie ne peut donc être que naturaliste. A ce stade, surgissent inmanquablement des questions sur la causalité des comportements observés; l'éthologie devient donc expérimentale. Mais l'expérience doit toujours être judicieuse et justifiée. Il n'est pas étonnant dès lors que les fondateurs et les meilleurs éthologistes, combinant observation, intuition et expérimentation, aient été des éleveurs, hommes de zoo, ou hommes ayant toujours eu des contacts étroits avec les animaux, qu'ils soient sauvages ou domestiques. Ayant ainsi cerné l'objet profond de l'éthologie, et considérant que l'éthologie et l'écologie sont les deux aspects modernes des sciences naturelles, THORPE remonte à la recherche des pionniers qui sont à l'origine de l'étude du comportement animal dans son acception moderne. Il cite d'abord l'ornithologiste anglais John RAY au XVII<sup>e</sup> siècle, mais surtout, il rend justice à l'apport incontestable de trois personnalités françaises : Georges Charles LEROY, régisseur de Versailles et du domaine de Marly au XVIII<sup>e</sup> siècle, et considéré comme le fondateur de l'étude comparative du comportement des animaux et de l'homme; Jean-Baptiste LAMARCK qui, en 1809, introduit la notion de force vitale et donc, implicitement, celle de "drive", de tendance; Etienne Geoffroy SAINT-HILAIRE enfin, dont l'édition posthume des oeuvres entre 1854 et 1864 contient explicitement le terme éthologie. Cette émergence de notre discipline était sans doute prématurée pour la science officielle, car elle fut occultée en France et en Europe, bien que dans son acception moderne, l'éthologie fut maintenue en vie jusqu'au XX<sup>e</sup> siècle grâce à Alfred GIARD (1846-1908), fondateur de plusieurs stations de biologie marine, et par Jean-Henri FABRE (1823-1913), qui distingue sans équivoque l'éthologie de l'écologie, alors qu'en Allemagne HAECKEL les confond et les mêlange.

Le chapitre consacré à la contribution britannique souligne l'importance de l'oeuvre de SPALDING (1840-1875) qui publia dans *Nature* des travaux sur l'instinct et l'acquisition de comportements par l'expérience; dans sa courte vie, SPALDING toucha des problèmes aussi variés que le déclenchement des actions instinctives, l'embryologie des comportements, la maturation des fonctions comportementales et, surtout, l'empreinte. On peut rêver à ce qu'eut été son influence s'il eut vécu plus longtemps; cette oeuvre si prometteuse ne fut redécouverte qu'en 1954 par J.B.S. HALDANE ! C'est en 1872 que DARWIN publia "The expression of the emotions in man and animals", qui constitue le véritable fondement de la psychologie comparative et de l'étude comparée des comportements, mais n'eut pas le prolongement immédiat qu'il méritait, car apparemment la communauté scientifique, submergée, avait déjà fort à faire pour assimiler l'oeuvre précédente de DARWIN. De 1884 à 1930, Loyd MORGAN réalisa un énorme travail conceptuel en posant les fondements de problèmes encore très actuels; la dualité Nature-Nurture; la restriction de l'instinct à ce qui est déterminé congénitalement et qui est donc propre à l'espèce; les prédispositions et les contraintes sur les apprentissages; l'utilisation des termes essai et erreur, essai et pratique; l'importance d'un substitut maternel artificiel pour le primate orphelin ! Des travaux sur les chiens préfigurent ceux de THORNDIKE sur le chat - MORGAN eut une influence déterminante sur le courant américain par des conférences qu'il donna à Boston en 1896. A côté de ces personnalités issues des milieux académiques, l'éthologie britannique doit beaucoup aux amateurs, singulièrement ornithologues, et avant tout

à Edmund SELOUS (1858-1934) malheureusement très discursif et emphatique dans ses écrits, mais dont les connaisseurs savent reconnaître les mérites, et plus tard à H. Eliot HOWARD (*The territory in Bird Life*) et Edward ARMSTRONG (*Bird Display and Behaviour*); la Grande Bretagne eut enfin la chance de trouver en Julian S. HUXLEY un biologiste-ornithologiste capable de faire la synthèse des deux courants - l'académique et l'amateur - et qui créa en 1936 l'Institute (aujourd'hui Association) for the Study of Animal Behaviour.

Un chapitre retrace les premiers développements de l'éthologie aux Etats-Unis de 1880 à 1940. Sans s'appesantir sur l'école behavioriste, non directement concernée ici, il est fait mention de la théorie des tropismes de J. LOEB (1859-1924), prussien émigré aux USA, et des correctifs qu'y a apporté H.S. JENNINGS (1868-1947). L'accent est mis surtout sur quatre contributions déterminantes : celle de Wallace CRAIG (1876-1954) qui publia en 1918 son "Appetites and Aversions as constituents of instincts" dont l'importance théorique est reconnue dans la littérature actuelle, et qui travailla aussi sur l'amélioration fine par la pratique des comportements instinctifs, sur la combinaison des patrons instinctifs de déglutition avec les stimulations appropriées dont l'oiseau n'a pas préalablement connaissance, et enfin, sur le développement du chant imitatif des oiseaux. Celle de Ch. Otis WHITMAN, dont les travaux sur les colombidés ont été publiés en 1919 après sa mort, et pour qui les instincts et les organes doivent être étudiés du même point de vue de l'évolution phylétique. Celle de William Morton WHEELER (1865-1937), le premier à utiliser explicitement le terme "Ethology" en anglais, et qui établit la trophallaxie des fourmis. Un de ses élèves devenu fameux est A.C. KINSEY, célèbre pour ses travaux sur le comportement sexuel du mâle puis de la femelle américains. Celle enfin de Karl Spencer LASHLEY, élève du behavioriste WATSON avec qui il étudia les sternes, spécialisé en neurophysiologie, mais qui retourna au terrain et surtout vers la primatologie comme directeur de la Research Station at Orange Park en Floride, loin des milieux académiques dominés et étouffés par le behaviorisme triomphant de SKINNER; LASHLEY fut très près d'arriver à la formulation des conceptions lorenziennes

Le dernier chapitre de cette première partie analyse la renaissance de l'éthologie en Europe continentale, et montre comment, de GIARD et FABRE en France, le flambeau passa en Allemagne à Oskar HEINROTH, dont les travaux sur les anatidés (1910) reposent sur l'utilisation des caractères comportementaux comme critères de classification et sur l'étude de leur évolution. L'influence de HEINROTH d'une part, de Jacob von UEXKÜLL (1864-1944) et de son "Umwelt und Innenwelt der Tiere" (1909) d'autre part sur l'émergence des conceptions de Konrad LORENZ sont clairement mises en valeur; celles-ci ont été formulées dans cinq articles principaux, de 1931 à 1941; elles s'attachent à la définition de l'instinct et des capacités d'apprentissage des animaux; par ses pénétrantes synthèses, qu'on considère aujourd'hui comme trop dogmatiques mais qu'il considérait lui-même comme de simples hypothèses de travail, LORENZ a eu l'immense mérite de clarifier des notions jusqu'alors dans le vague et le chaos, et de fournir la base objective pour des recherches nouvelles et des vérifications expérimentales; le fait que les concepts aient évolué, que les théorisations et modélisations lorenziennes soient aujourd'hui dépassées prouve en soi combien leur formulation a été stimulante pour le développement de notre science. Un large tribut est également payé à Karl von FRISCH et à ses travaux sur les aptitudes sensorielles des insectes et le langage des abeilles, ainsi qu'à Otto KOEHLER et ses travaux de primatologie. Enfin, les pionniers de la riche

et dynamique école hollandaise de psychologie et d'éthologie animales, A.F.J. PORTIELJE, directeur du zoo d'Amsterdam, les professeurs J.A. BIERENS de HAAN et A. KORTLAND, les ornithologues G.F. MAKING et J. VERWEY reçoivent leur dû. L'éclosion des talents de Niko TINBERGEN dans ce milieu éminemment favorable et le début des échanges entre éthologistes européens à la fin des années quarante sont évoqués de première main; THORPE fut l'ami de TINBERGEN, LORENZ, VON FRISCH; son témoignage est des plus précieux, non seulement sur la façon dont les idées étaient échangées et précisées, sur l'histoire de l'éthologie en train de se faire, mais aussi sur sa petite histoire; en effet, c'est dans sa maison de Cambridge, à l'occasion d'une conférence qu'il organisa à Oxford en 1949, après une guerre qui les avait vus successivement prisonniers l'un des Allemands, l'autre des Russes, que TINBERGEN et LORENZ se revirent pour la première fois après dix années de séparation.

Après la première partie qui remonte aux origines de l'éthologie, la seconde partie de l'ouvrage en montre les développements explosifs à partir de 1950. Ceci fait partie du bagage de tout éthologiste. Dans le premier chapitre, THORPE fait d'abord le point sur les concepts et les attitudes en 1950, après la conférence d'Oxford en 1949 et celle de Wilhelmshaven en 1950. C'est l'époque où on commence à définir et à donner un objet concret et vérifiable par l'expérimentation aux notions d'instinct et de drive, où on commence à dégager non plus l'opposition, mais la complémentarité entre instinct et apprentissage. Un second chapitre fait le tour des principaux groupes de recherche anciens et nouveaux après la guerre : KÖNIG à Vienne; VON HOLST, VON FRISCH, LORENZ et KOEHLER en Allemagne; le groupe de Leiden en Hollande, que TINBERGEN quitte pour Oxford, alors que G.P. BAERENDS fonde le laboratoire de Groningen, où il va établir l'enseignement en éthologie le plus avancé en Europe et dans le Monde, et où il va constituer une équipe de recherche testant expérimentalement tous les aspects des conceptions lorenziennes; HEDIGER et son élève SCHENKEN au zoo de Bâle; P.P. GRASSE et R. CHAUVIN en France; SCHNEIRLA et son élève LEHRMAN, intéressés par les aspects développementaux des comportements; CARPENTER le pionnier de la primatologie de terrain; BEACH le pionnier de l'étude de l'influence des hormones sur le comportement des mammifères aux USA. Il appartient ici au "reviewer" d'insister sur la place que THORPE a occupée lui-même. Intéressé d'abord par la physiologie de la respiration chez les insectes et les adaptations respiratoires des larves d'insectes dans leur hôte, il fut amené à chercher à élucider les relations scientifiques hôte-parasite, et à examiner l'adéquation du comportement de l'espèce parasite à celui de l'espèce hôte; il aborda ainsi l'étude des relations entre l'instinct dans l'acception des éthologistes, et les apprentissages dans le sens des psychologues américains. Considérant les oiseaux comme le matériel le plus approprié, il fonda en 1949 l'Ornithological field station de Cambridge à Madingly où il tenta d'attirer LORENZ, mais celui-ci opta pour la Max Planck Gesellschaft en Allemagne, et le premier responsable-résident de Madingly fut R.A. HINDE. Ce passage de l'entomologie à l'ornithologie, qu'ont également suivi TINBERGEN et BAERENDS, semble être le symptôme du mûrissement et de l'épanouissement des éthologistes ! Cette station se consacra à l'étude comparative des fringilles, de l'empreinte chez les oiseaux nidifuges, de l'apprentissage du chant chez les pinsons; les deux premiers doctorants de la station furent G.V.T. MATTHEWS (l'orientation et la navigation chez les oiseaux migrateurs) et Peter MARLER (le chant du pinson). Ces seuls noms des collaborateurs de THORPE en disent long sur la vitalité et l'influence de son laboratoire et de sa station.

Le troisième chapitre analyse dans quelle mesure les concepts de 1950 ont résisté à l'épreuve du temps; sont ainsi successivement passés en revue : la fixité des patrons comportementaux, les patrons comportementaux comme actes consommatoires, l'énergie spécifique d'action - le potentiel spécifique d'action et la nature du drive, les activités de substitution, les déclencheurs, la sélection des stimuli, l'empreinte, la perception. Ils sont suivis de quelques réflexions sur la nature du langage des grands singes et des abeilles.

L'ouvrage se termine par une courte postface où THORPE dégage l'essence de l'éthologie et tente d'en découvrir les voies futures. L'éthologie, née en France au XVIII<sup>e</sup> siècle, en France et en Grande Bretagne encore au XVIII<sup>e</sup> siècle, émerge de l'histoire naturelle; elle met l'accent sur l'animal considéré comme un tout dans son environnement, dans toutes ses actions, sur l'ensemble de sa vie. Nécessairement descriptive d'abord, elle pose des questions quant aux fonctions et quant aux causes; plus tard, elle mettra l'accent sur les aspects développementaux (ontogenèse) et évolutifs (phylogenèse). Ce sont ces approches qui constituent son essence, qui déterminent ses relations privilégiées avec la neurophysiologie et l'endocrinologie, l'écologie comportementale, la biologie des populations, la psychologie comparative. THORPE voit un danger dans la dichotomie qui pousse à un double réductionnisme vers la physiologie et la sociobiologie. En fait, par son caractère intégratif, l'éthologie est indispensable au développement satisfaisant tant de la physiologie que des autres disciplines concernées par l'animal considéré dans sa globalité. C'est cette position charnière qui est garante de son succès.

Tous les critiques de cet ouvrage lui reconnaissent son élégance, sa pénétration, et la valeur de son témoignage. Certains (par exemple SCHLEIDT in *Z. f. Tierpsychol.* 54 (4), 1980, p. 396) lui reprochent la sélectivité des citations bibliographiques comme les caprices de l'évocation des laboratoires modernes et des voies de recherche actuelles. En fait, ce n'est ni un catalogue ni un manuel historique. Tout éthologiste écrivant sur le développement de l'éthologie a nécessairement une vue personnelle et biaisée. Celle de THORPE est certainement la plus équilibrée qu'on puisse souhaiter. On peut d'ailleurs s'étonner que SCHLEIDT n'ait pas trouvé de références bibliographiques de LORENZ, alors que cinq articles originaux sont énumérés pages 67-68; a-t-il lu ou simplement feuilleté l'ouvrage ?

A mon sens, ce livre doit être lu par tout éthologiste se voulant cultivé et curieux des origines de sa discipline, donc de ses propres racines.

J.CI. RUWET