



ORNITHOLOGIE ET PSYCHOLOGIE ANIMALE ⁽¹⁾

par J.C. RUWET ⁽²⁾

Les ornithologues sont, parmi les biologistes et naturalistes, ceux qui ont le plus contribué à orienter la Psychologie animale vers ses options modernes. Pour apprécier pleinement cette contribution des ornithologues et de l'ornithologie, il convient de se rappeler ce qu'était la Psychologie animale au moment où ils entrèrent en lice. Et le mieux sans doute, à cet effet, est d'évoquer rapidement les grands courants de pensée et de recherche qui se sont succédé, et opposés parfois violemment, au cours des cent dernières années.

A la fin du siècle passé, la Psychologie animale est dominée par le courant *Instinctiviste* : l'Instinct est considéré comme « l'expression des forces vitales de l'animal (les instinctivistes sont aussi appelés « vitalistes ») conduisant inexorablement ce dernier, selon un plan de vie inné, vers un but visant à la conservation de l'espèce ». L'Instinct est d'une perfection et préformation absolues. « Il sait tout dans les voies immuables qui lui ont été tracées ». C'est dans l'œuvre féconde du célèbre entomologiste français J.H. Fabre que ces convictions trouvent le mieux leur justification. Car dans les mille faits et expériences rapportés par Fabre, s'étalent la perfection de l'Instinct à l'état pur et son aberration dès que surgit une circonstance à laquelle il n'est pas adapté. A l'époque de Fabre, l'Instinct, plan de vie inné spécifique, fixe, parfait, préformé et orienté vers un but, constitue la base et l'essentiel de toute théorie explicative du comportement.

Au début du siècle présent, un autre mouvement connaît, par réaction contre les idées instinctivistes et vitalistes, une très grande vogue dans les milieux scientifiques : le courant *mécaniste*. Ce dernier est issu des travaux de l'américain J. Loeb sur les mouvements de croissance orientés chez les végétaux : une tige pousse dans la direction de la lumière et ne peut se soustraire à son influence (phototropisme). Loeb interprète de la même façon le déplacement d'un insecte vers une source lumineuse : ce mouvement est obligatoire (l'insecte ne peut s'y soustraire) et inadapté (l'insecte va se brûler à la source lumineuse). D'un fait incontestable, Loeb cependant, tire une conclusion générale, et déduit audacieusement que tous les comportements sont composés de combinaisons de mouvements forcés plus parcellaires ; les animaux sont ainsi assimilés à de purs automates

(1) D'après une conférence prononcée à l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège, le 19 mars 1967, à l'occasion de la journée AVES.

(2) Institut de Zoologie, 22, Quai Van Beneden, Liège.

réagissant d'une manière entièrement automatique à des stimulations du milieu. Mais cette théorie des tropismes, par son monolithisme, a été exposée à de nombreuses critiques et n'a plus aujourd'hui qu'une valeur historique.

Un troisième mouvement enfin, issu de la découverte par le russe Pavlov du principe du réflexe conditionné, édifie une théorie explicative du comportement sur les principes des mécanismes de l'apprentissage. C'est, notamment, le « *Behaviorisme* » américain qui soumet les animaux au test du labyrinthe, les met à l'épreuve des boîtes à problèmes, des appareils à mémoire, à choix multiples, etc...

Ainsi, au début du siècle, et par réaction contre les idées instinctivistes et vitalistes, la Psychologie animale, se voulant objective, se replie, avec les mécanistes et behavioristes, vers les conditions de travail apparemment plus rigoureuses, mais aussi beaucoup plus artificielles, des laboratoires. Le concept de l'Instinct est battu en brèche. L. Verlaine, censeur des conceptions de Fabre, peut, au milieu de l'assentiment quasi général, intituler un article « l'Instinct n'est rien » (*Rech. Philos.* 1932-33 : 48-61). Mais à leur tour, par réaction contre ces orientations étroites de la Psychologie animale de laboratoire étudiant des comportements trop simplifiés, dans un environnement trop schématisé, sur un registre trop limité d'animaux de laboratoire, des naturalistes conscients par leur travail sur le terrain ou dans des jardins zoologiques, de la diversité et de la complexité des conduites animales, ont senti la nécessité d'un retour à la nature pour étudier les comportements dans leur suite logique, dans leur environnement normal, dans l'ensemble de la série zoologique.

Ces naturalistes sont ceux que l'on groupe généralement sous l'étiquette d'école de Lorenz. La personnalité de ce dernier est si forte, sa production si féconde, son œuvre de synthèse et de théoricien du comportement à un tel rayonnement, qu'il rassemble en effet sous son nom à la fois ses successeurs et ses prédécesseurs. Or Lorenz, rappelons-le, est avant tout un ornithologue : né en 1903 en Autriche, ses premiers travaux ont paru à partir de 1927 dans le *Journal für Ornithologie*.

Au début, ces naturalistes ou « Ethologistes » équipés de simples jumelles, parfois d'un appareil photographique, rarement d'une caméra de cinéma et exceptionnellement d'un enregistreur, n'étaient pas pris très au sérieux dans les milieux académiques où on pratique volontiers le culte des appareillages compliqués et coûteux. Mais plus personne aujourd'hui ne doute et ne conteste que c'est cette école qui a régénéré la Psychologie animale et lui a rendu son bon sens au moment où elle se perdait dans ses querelles d'écoles.

Descriptive par nécessité à l'origine, l'Ethologie a rapidement débordé de ce cadre étroit. Sa grande époque se situe vers les années 1935-1950. Mais toutes les grandes découvertes faites alors étaient déjà contenues en germe, et même parfois explicitées, dans l'œuvre de trois pionniers : d'une part, Julian S. Huxley (dont il sera question plus loin), authentique représentant de l'aristocratie zoologique anglaise, et qui se consacre entre 1910 et 1925 à l'étude des parades chez les grèbes, plongeurs et hérons ; d'autre part, l'américain Charles O. Whitman et l'allemand Oskar Heinroth qui, avec l'enthousiasme inhérent à leur qualité d'amateurs, se consacrent, le premier à l'étude des pigeons (1898-1919), le second, à l'étude des anatidés (1911-1914). Jusque-là, les psychologues concentrés sur les problèmes d'apprentissage étudiaient les comportements au niveau des individus. Heinroth et Whitman au contraire, étudient les comportements au niveau

de toutes les espèces d'une même famille. Or grâce à cette connaissance approfondie de plusieurs espèces proche-parentes, Heinroth et Whitman se sont rendu compte qu'il existait des *comportements caractéristiques de groupes taxinomiques*, espèce, famille, etc... Ils ont montré que ces comportements ont une *fixité* du même ordre que les structures morphologiques, répondent aux mêmes règles d'hérédité que les structures morphologiques, qu'ils peuvent être considérés comme des *organes* et être étudiés comme tels, c'est-à-dire que l'on peut établir entre les espèces des *homologies* de comportements exactement comme on le fait pour les organes. Cette assimilation des comportements à des organes est une des contributions les plus importantes de l'Ethologie à la Psychologie animale et à la Zoologie au début du siècle. Car dès ce moment, l'Ethologie cesse d'être purement descriptive pour jeter un pont vers la systématique et la phylogénèse.

La preuve que ces comportements font partie du *patrimoine héréditaire* d'une espèce au même titre que ses structures morphologiques a été fournie par la suite par des expériences d'*hybridation* sur des canards, et par le fait que des animaux élevés dans l'*isolement* le plus complet sont capables de les exécuter à la perfection (donc, en l'absence de toute possibilité d'apprentissage au contact de parents ou de partenaires familiaux ou sociaux). La preuve enfin que ces comportements constituent chacun, dans sa forme et sa séquence, un tout indissociable, est fournie par une expérience désormais classique de Lorenz et Tinbergen : si, à l'époque de la couvaison, on place un œuf d'oie en dehors du nid, la couveuse étend le cou, cale l'œuf sous le menton, puis le ramène vers le nid en le roulant sur le sol ; or si l'œuf est enlevé *après* que la rétraction du cou a été amorcée, cette rétraction, pourtant désormais sans objet, est menée à son terme ; ce mouvement est donc composé d'une série prédéterminée de contractions musculaires.

Les comportements hérités sont intéressants à étudier quant à leur *forme*, dans une perspective comparative. Mais ils doivent l'être aussi quant à leurs *causes, origine, signification biologique* et *évolution*. On doit notamment déterminer quels sont les stimuli externes et les facteurs internes qui en sont responsables.

Considérons tout d'abord le comportement en tant que réponse à des stimuli extérieurs.

Tinbergen a donné en ce domaine une impulsion décisive par ses travaux sur un petit poisson, l'Épinoche. Lorsqu'il s'agit de passer à des vérifications expérimentales, les poissons sont en effet un matériel plus commode que les oiseaux : on peut beaucoup plus aisément miniaturiser leur habitat et le reconstituer en laboratoire, dans des aquariums, et les poissons eux-mêmes se prêtent beaucoup mieux à des manipulations. C'est la raison pour laquelle les Ethologistes, presque toujours ornithologistes à l'origine, se tournent aussi partiellement vers les poissons.

En période de reproduction, l'Épinoche mâle délimite un territoire de nidification qu'il défend contre ses rivaux et où il essaie d'attirer les femelles. Le mâle, à ce moment, arbore une livrée caractéristique : menton, gorge et ventre rouges. Or, son agressivité est dirigée exclusivement vers les mâles rivaux porteurs de la même livrée, ce qui laisse supposer que la couleur rouge est pour quelque chose dans le déclenchement du comportement agressif. Pour le vérifier expérimentalement, Tinbergen construit une série d'imitations plus ou moins gros-

sières de l'Épinoche : certaines sont très grossières et il leur manque certaines caractéristiques spécifiques de l'Épinoche, et même, certains caractères des poissons ; d'autres encore — cylindres, sphères — s'écartent au maximum de l'Épinoche, mais toutes ces imitations cependant, quelle que soit leur forme, ont les parties inférieures peintes en rouge (série R.). D'autres modèles sont des imitations rigoureuses de l'Épinoche, mais ont le ventre clair et sont neutres au point de vue de la couleur (série N.). Ces séries de leurres, où la couleur rouge est mise en compétition avec toutes les autres caractéristiques morphologiques, sont présentées à des mâles territoriaux. Or on constate que la bataille est déclenchée exclusivement par des leurres à ventre rouge (série R) et surtout par les objets oblongs. Ainsi, en testant les caractéristiques de couleur, forme, taille, et mouvements de l'Épinoche, Tinbergen est parvenu à isoler comme déclencheur du combat territorial le signal « objet oblong à ventre rouge ». Par la même méthode, il a montré que le déclencheur de la parade nuptiale est le signal « objet oblong à ventre pansu », comme une femelle gonflée d'œufs ; que le déclencheur de la ponte est le « toucher du pédoncule caudal de la femelle » par le mâle ou une tigelle de verre que l'on substitue au mâle. Les stimuli sont donc différents d'une réaction à l'autre. Si deux réactions sont provoquées par le même objet, ce sont des caractéristiques différentes de ce même objet qui sont en cause. Ce sont donc les différentes caractéristiques de l'objet, et non celui-ci considéré comme un tout, qui importent. Chaque animal représente donc pour ses partenaires sociaux et familiaux, un ensemble de combinaisons de stimuli-signaux, de stimuli déclencheurs (par exemple, « objet oblong à ventre rouge ») qui ont pouvoir de libérer chacun une réaction particulière.

Cette méthodologie a été appliquée avec succès à de nombreux poissons, insectes, oiseaux, etc., pour déterminer les valeurs fonctionnelles de couleurs, mouvements, structures (huppes, crêtes) et patrons bariolés des parures et livrées. C'est ainsi notamment que Lack a montré que la poitrine rouge du Rougegorge est le stimulus déclencheur de la bataille. En effet, un mâle territorial attaque avec la plus grande violence une simple touffe de plumes rouges de la poitrine d'un Rougegorge qui lui est présentée sur un fil de fer, mais est indifférent à une imitation parfaite de Rougegorge dont la poitrine rouge est masquée par de la teinture brune. La même méthode encore a été appliquée à plusieurs comportements du Goéland argenté. On sait que les poussins incitent l'adulte à dégorger de la nourriture en lui attrapant le bec qui est jaune et porte une tache rouge à l'extrémité de la mandibule inférieure. Tinbergen a présenté systématiquement à des poussins des figurines de carton correspondant à différentes combinaisons de formes et colorations plus ou moins normales ou aberrantes de la tête du Goéland argenté. Il a pu ainsi isoler les caractéristiques de la tête de l'adulte qui déterminent le jeune à becqueter le bec du parent : la présence de la tache est importante et la couleur rouge agit par elle-même ainsi que par le contraste qu'elle forme avec le fond jaune du bec. Baerends enfin, a cherché à déterminer les caractéristiques de l'œuf du Goéland qui déterminent l'adulte à le reconnaître en tant qu'œuf et à lui accorder ses soins. A cet effet, des œufs en bois de différentes couleurs, tailles et formes, sont placés deux à deux sur le bord du nid ; la femelle ramène d'abord dans le nid celui dont les caractéristiques déclenchantes sont les plus fortes. On peut montrer ainsi l'importance des taches, du contraste entre taches et teinte du fond, de la forme arrondie, de la taille.

Ces expériences montrent que les stimuli-déclencheurs n'agissent pas isolé-

ment, mais plutôt par combinaisons. Or les différents stimuli qui composent une situation déclenchante agissent de manière additive, et cette addition de stimuli de nature et qualité différentes est quantitative : ils peuvent se remplacer l'un l'autre. Ainsi, on peut présenter au Goéland un œuf plus gros et moins contrasté : l'intensité de sa réponse n'en est pas affectée. On conçoit dès lors qu'il est possible de fabriquer des leurres dont le pouvoir déclencheur est supérieur à celui des objets normaux. Ces stimuli dont le pouvoir déclencheur a été exagéré sont appelés stimuli *supranormaux*. C'est par exemple, un œuf double présentant des taches noires sur fond blanc, œuf qui est effectivement préféré par le Goéland à son œuf normal. Mais dans la nature, un tel œuf supranormal, rien qu'en ce qui concerne le contraste taches-fond, n'aurait guère de chance d'éclosion, car il ne manquerait pas d'attirer le regard des prédateurs. L'œuf normal de Goéland est donc, quant à la teinte, le contraste et l'importance des taches, un compromis entre les nécessités de l'homochromie et du mimétisme d'une part, et les impératifs déclencheurs d'autre part. Le succès rapide des nichoirs artificiels, même dans des bois et vergers abondamment pourvus en cavités naturelles, s'explique aussi par le fait que chaque nichoir, placé au devant d'un tronc, avec son volume bien délimité et ses contours nets, son trou d'entrée bien rond tranchant nettement sur le devant, constitue un stimulus supranormal attirant, mieux que les cavités naturelles, l'oiseau cavernicole en quête d'un emplacement pour son nid.

La stricte concordance entre une combinaison déterminée de stimuli-signaux et une réponse appropriée a amené les Ethologistes à la conclusion qu'il devait exister un mécanisme neuro-sensoriel capable de filtrer les informations fournies aux organes des sens, d'« identifier » la combinaison stimulante présente dans l'environnement, et de libérer la réponse correspondant à cette situation stimulante sélective. Ce mécanisme a été appelé par Lorenz « *mécanisme inné de déclenchement* ». Pour expliquer son principe d'action, Lorenz a eu recours à une comparaison imagée : la combinaison stimulante est une clé donnant accès à une porte, et à une seule ; celle-ci (mécanisme inné de déclenchement), ouverte, libère la réaction qui se trouve derrière. Et selon cette conception, chacune des réponses faisant partie de l'arsenal des comportements d'un animal dépend d'une combinaison-clé particulière qui agit sélectivement au niveau d'un mécanisme inné de déclenchement particulier.

Considérons maintenant le comportement en tant qu'expression de forces internes.

Les Ethologistes se sont rendu compte aussi qu'une combinaison clé de stimuli externes n'était pas suffisante, à elle seule, pour déclencher la réponse attendue. Il faut encore que l'animal soit dans certaines dispositions, qu'il soit convenablement motivé. Ainsi, un leurre à ventre rouge est incapable de déclencher le comportement agressif de l'Épinoche mâle en dehors de la période de reproduction.

Whitman et Heinroth avaient déjà remarqué que les comportements stéréotypés hérités des oiseaux sont en grande partie spontanés et dépendent de forces endogènes. Et c'est Lorenz qui a montré le mieux qu'il y a coopération entre stimuli externes et facteurs internes : si la motivation est faible, les stimuli externes doivent être forts et nets ; si au contraire la motivation est forte, la combinaison-clé peut être faible ou partiellement présente ; l'intensité de la motivation détermine donc le seuil de réponse aux stimuli externes. Si facteurs internes et externes sont faibles, ce qui est souvent le cas en début de reproduction, la réponse est seulement ébauchée et donne lieu à des mouvements d'*intention*. Enfin, si la

motivation est maximum, la réponse peut s'extérioriser en l'absence de stimuli externes. Sa manifestation « explosive » prend un caractère d'urgence. Elle est appelée alors « *activité à vide* » (parce qu'en l'absence de stimuli externes) ou « *activité de débordement* » (débordement du seuil). De tels comportements sont bien connus des ornithologues. On a décrit des mouvements parfaits de capture de mouchettes qu'effectuait un Etourneau captif en l'absence de toute mouchette. La littérature ornithologique a aussi beaucoup fait état, il y a une dizaine d'années, d'un comportement connu en Angleterre sous le nom de « *pâper tearing* » : après s'être gavées sans effort à des mangeoires artificielles, des mésanges déchiraient rideaux, linge mis à sécher, papiers, etc. ; elles libéraient, en effectuant des mouvements typiques de décorticage et lacération, un trop-plein d'énergie qui n'avait pas eu à se manifester pour atteindre la nourriture.

Cette énergie interne responsable de la spontanéité du comportement résulte du jeu complexe d'hormones, de stimuli sensoriels internes et surtout de l'action autonome de centres nerveux qui envoient rythmiquement et continuellement des influx aux centres moteurs. Ces impulsions toutefois ne se traduisent pas en mouvements, car les impulsions correspondant à tous les mouvements de l'arsenal complet d'un animal sont stoppés par autant de mécanismes de blocage qu'il y a de mouvements, et chaque blocage n'est lui-même levé que si l'animal rencontre dans son milieu les stimuli appropriés. On conçoit l'utilité de ce système de blocage : si toutes les impulsions produites simultanément par les centres autonomes étaient appelées à s'extérioriser, il en résulterait une complète anarchie de mouvements. Dans la réalité, chaque mouvement de l'arsenal complet du comportement d'un animal est continuellement amorcé, et prêt à se produire, mais il ne se produit que s'il est adapté à la situation, c'est-à-dire si l'animal rencontre dans son environnement la combinaison-clé propre à lever le blocage correspondant.

Dans le climat de mécanisme intégral qui régnait à l'époque, le concept de spontanéité du comportement, et la découverte de la coopération entre spontanéité et réactivité, entre facteurs internes et facteurs externes, ont eu une résonance révolutionnaire. Il est de la plus haute importance de souligner que c'est par leurs méthodes naturalistes que les Ethologistes sont arrivés à ces concepts, vérifiés depuis par les techniques neurophysiologiques, de l'*amorçage* continu des comportements, du *blocage* des impulsions automatiques, et de mécanisme inné de déclenchement. Or ces découvertes de l'Ethologie ont permis de préciser et redéfinir le vieux et vague concept d'Instinct. Celui-ci fait place au concept des Instincts, où chaque Instinct correspond à un centre nerveux, responsable d'un comportement précis, et sensible à une combinaison-clé de stimuli. La remarquable identité de conceptions à laquelle sont parvenues en ce domaine, chacune par ses voies propres, l'Ethologie et la Neurophysiologie, est une fois de plus illustrée par les expériences de Von Holst et Von St-Paul qui sont parvenus, en implantant des micro-électrodes dans le cerveau de coqs et poules domestiques, à provoquer à volonté des comportements complets de bataille, nutrition, sommeil, soins corporels, etc...

Ambivalence, substitution, redirection, ritualisation.

Le schéma explicatif « clé-porte-réaction » a considérablement clarifié le problème des causes de maints comportements et a par conséquent permis de prévoir l'enchaînement des stimuli et réponses. Toutefois, les Ethologistes se sont rendu compte que ce n'est pas toujours la réponse attendue qui se manifeste en

présence d'une combinaison-clé déterminée. Des comportements inattendus, aberrants ou composites, peuvent survenir. Ainsi, deux coqs rivaux, au lieu de combattre, se détournent et se mettent à picorer sur le sol, bien qu'aucune nourriture ne soit présente ; deux Avocettes rivales prennent à leur frontière commune l'attitude de sommeil, bec sous l'aile ; deux Etourneaux mettent de l'ordre dans leur plumage. Deux systèmes instinctifs peuvent en effet être activés en même temps ; en d'autres termes, une clé peut donner sur deux portes. Ce fait important a été vérifié expérimentalement au moyen de leurres réunissant des caractéristiques agissant sur des instincts différents, ceux responsables, par exemple, des actions de fuite et d'attaque, ainsi que par l'implantation simultanée de deux électrodes dans des centres nerveux antagonistes. Cette stimulation simultanée de deux systèmes instinctifs donne lieu à des conflits de motivation qui peuvent se traduire de trois façons différentes.

Les deux systèmes instinctifs activés simultanément peuvent faire valoir leur influence successivement, ce qui donne un mouvement *composite* où on reconnaît alternativement des composantes de chacun des deux systèmes activés (*ambivalence successive*) ou simultanément, ce qui donne un mouvement de *compromis* (*ambivalence simultanée*) ; ainsi, chez le Goéland argenté, le cou dressé traduit une tendance à la fuite, tandis que le bec pointé vers le sol signifie une tendance à l'attaque ; lorsqu'il y a ambivalence entre ces deux systèmes, le Goéland prend l'attitude « cou dressé - bec baissé » (*in* Baerends, *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 38 : 90).

Si les deux systèmes antagonistes (fuite et attaque) sont activés avec une force égale, ils se freinent, s'inhibent mutuellement, de sorte que l'influx, ne pouvant se décharger par aucune de ces deux voies, se décharge par une troisième : c'est la réaction de *substitution*, dont j'ai cité plus haut trois exemples typiques intervenant à l'occasion d'un combat contrarié.

Enfin, dans la conduite de *redirection*, l'action contrariée n'est pas stoppée, mais son orientation est modifiée : une mouette, au lieu de frapper son antagoniste, porte ses coups de bec vers une touffe d'herbe voisine.

Ces différents types de comportements étaient bien connus des ornithologues, qui les avaient décrits de longue date, notamment l'activité de substitution. Ce sont les découvertes de l'école de Lorenz-Tinbergen qui ont permis d'en comprendre l'origine et la portée (et à qui on doit d'ailleurs cette terminologie — ambivalence, substitution, redirection — qui rend compte de l'origine des conduites).

Les comportements résultant de conflits de motivations peuvent acquérir une très grande signification au cours de l'évolution. Ainsi par exemple, dans l'ambivalence simultanée, l'activation des systèmes attaque et fuite peut donner lieu à toute une gamme de compromis possibles entre les valeurs extrêmes d'attaque et de fuite. C'est généralement le cas chez des espèces que, sur la base d'autres critères, on peut considérer comme plus primitives : en modifiant la signification de la combinaison stimulante, en insistant sur le caractère agressif ou au contraire apaisant ou de fuite de cette situation, on peut modifier entre deux extrêmes la valeur relative des composantes attaque et fuite du compromis. Par contre, chez d'autres espèces que, sur la base d'autres critères, on peut considérer comme plus évoluées, on ne trouve plus que certaines valeurs

déterminées des compromis possibles, et non plus tout le gradient. L'évolution a retenu, fixé, figé, cristallisé certaines valeurs de compromis en fonction de leur valeur signalante. Par conséquent, le fait d'étudier des motivations est intéressant en soi, mais aussi, il est important de savoir si un mouvement de compromis résulte d'un conflit et est modifiable dans ses composantes ou, si au contraire il n'est pas modifiable et est devenu indépendant de ce conflit, s'il a subi ce que, avec 50 années d'avance sur son temps, J.S. Huxley appelait en 1914 une *ritualisation*. Il en va de même pour les activités de substitution. Chez les canards, le lissage des couvertures alaires au moyen du bec peut avoir la simple signification de soins corporels. Ce mouvement est aussi utilisé comme activité de substitution, pour permettre la décharge d'influx freinés ailleurs. Mais en outre, on le retrouve encore, intégré dans la parade nuptiale. Chez certaines espèces, le lissage « nuptial » est très semblable au lissage corporel ; chez d'autres, il s'en écarte très fort, et par ritualisation, est exagéré dans sa forme ; chez d'autres encore, il a un caractère intermédiaire entre la forme « soins corporels » et la forme ritualisée citée ci-dessus. On conçoit l'intérêt que revêt l'Ethologie comparative, tant pour connaître l'origine du mouvement lui-même que pour établir des filiations et parentés entre espèces.

Imprégnation

J'ai surtout insisté jusqu'à présent sur le rôle des Ethologistes dans l'étude de l'Instinct, parce que vers 1930-35, dans un monde scientifique qui avait banni ce mot de son vocabulaire et était entièrement voué au culte du conditionnement et de l'apprentissage, le grand mérite des Ethologistes est d'avoir réhabilité et redéfini l'Instinct. Mais il est paradoxal que ce sont ces mêmes Ethologistes qui ont découvert la forme la plus radicale d'apprentissage : l'imprégnation. Cette découverte peut se résumer comme suit : quand les petits canards sortent de l'œuf, le premier objet mouvant qu'ils voient est en général leur mère ; ils la suivent donc et se dirigent ainsi vers la mare ; cependant, s'ils voient un autre objet mouvant que leur mère, ils le suivent pareillement. Heinroth, déjà, avait fait mention du phénomène ; Lorenz l'a étudié méthodiquement (il s'est personnellement substitué à la cane) et en a donné les lois : la possibilité d'imposer aux jeunes un substituant comme objet de leur orientation n'est réalisable que pendant une brève période critique (les 15 à 16 premières heures de la vie du caneton) et un temps d'exposition de quelques minutes suffit ; une fois établie, cette orientation est irréversible : l'animal conserve pendant toute sa vie l'*empreinte* du stimulus (mère ou substituant) auquel il a été exposé immédiatement après sa naissance ; c'est vis-à-vis de ce stimulus (canard ou humain) que s'effectuent ultérieurement toutes ses conduites sociales. L'Imprégnation se surimpose donc à l'Instinct, en orientant vers un objet donné les réponses innées de l'animal. Les réponses motrices sont donc héritées, mais les stimuli qui déclenchent ces réponses s'acquièrent pendant la période critique, par sensibilisation de mécanismes innés de déclenchement.

Le phénomène est spécialement spectaculaire chez les oiseaux nidifuges, puisque les jousins suivent la mère dans les heures qui suivent l'éclosion. Il existe aussi chez les nidicoles, mais la durée de la période critique et le temps d'exposition nécessaire sont beaucoup moins bien connus et délimités.

Enfin, l'Imprégnation déterminant la réaction de suite ou d'association se

compliqué d'une Imprégnation sexuelle. Ainsi, un Choucas élevé par Lorenz essayait de lui introduire dans le nez des vers de farine, en guise d'offrande lors de sa parade sexuelle ! Le rôle du compagnon d'élevage est également très important : un canard de l'espèce A élevé en compagnies de jeunes de l'espèce B cherchera, une fois adulte, à s'apparier aux individus de l'espèce B. Schutz a ainsi montré qu'à partir d'élevages mixtes, on pouvait réaliser l'Imprégnation sexuelle, par exemple, des Colverts sur des Nettes, des Foulques sur des Oies, des Colverts sur des Foulques, etc ! Il n'est pas exclu que des faits de cette nature se produisent spontanément en dehors d'expériences. On a vu des Mésanges charbonnières évincer des Mésanges bleues de leur nichoir, ajouter leur propre ponte aux œufs déjà présents, assurer la conaison de l'ensemble, et élever en commun les jeunes des deux espèces ; il n'est pas impossible, dans ce cas, que les Mésanges bleues (minoritaires), soient imprégnées vis-à-vis des Charbonnières (majoritaires) et que leur comportement ultérieur s'en trouve affecté (cf. *British Birds*, 58 : 22).

Le phénomène de l'Imprégnation est en réalité encore assez mal connu ; il est possible que chaque mécanisme inné de déclenchement à sensibiliser possède ses propres période critique et durée d'exposition, plus ou moins localisées ou au contraire étalées, selon les espèces. Le Coucou, à lui seul, pose pas mal de problèmes.

En tout cas, le phénomène et sa complexité ne peuvent être ignorés de ceux qui, dans un but de conservation, veulent tenter des expériences de repeuplement à partir d'élevages en couveuse artificielle ou qui s'attachent à soigner, pour les relâcher ensuite, des jeunes oiseaux blessés, abandonnés ou menacés au nid (cf. *Avés*, 3 : 133).

Conclusions

Cette rapide évocation illustre bien le rôle essentiel qu'a joué l'ornithologie dans le développement de l'Ethologie. Tous les grands noms de l'Ethologie, en effet — Heinroth, Whitman, Huxley, Lorenz, Tinbergen, Baerends, etc. — ont étudié les oiseaux sur le terrain. Or ce sont les travaux de cette école de naturalistes qui ont, entre autres innombrables découvertes, permis la réhabilitation et redéfinition du concept d'Instinct, prouvé la coopération entre spontanéité et réactivité du comportement, montré la complémentarité entre Instinct et apprentissage. Ils ont donc montré la vanité des querelles d'écoles dans lesquelles se perdaient Instinctivistes, Mécanistes, et Behavioristes, et on a pu dire d'eux ainsi, qu'ils avaient ramené le bon sens dans la Psychologie animale.

Ma seconde conclusion concerne plus directement chacun d'entre nous. Les ornithologues de terrain ont souvent l'occasion d'être les témoins attentifs de comportements intéressants, souvent inédits. Il est rare, toutefois, qu'ils puissent pleinement discerner, apprécier et utiliser ces observations. On ne peut en effet se contenter ici « d'à peu près ». Rigueur et objectivité sont de mise. Or l'un et l'autre nécessitent un gros effort d'assimilation théorique. Mais l'ornithologue qui aura consenti cet effort sera largement récompensé, j'en suis sûr, tant par le plaisir et l'intérêt accrus qu'il retirera de ses observations que par l'interprétation correcte qu'il pourra en donner. Et cet effort, en outre, ne manquera pas d'élargir ses horizons, en éveillant son intérêt pour des aspects de l'ornithologie de terrain jusque là insoupçonnés ou négligés.

Les ouvrages suivants sont spécialement recommandés en vue d'une première initiation à l'Ethologie sous un angle plus spécifiquement ornithologique.

BIBLIOGRAPHIE.

- ARMSTRONG, E.A. : *Bird display and Behaviour*. London - *La vie amoureuse des oiseaux*. - *A study of Bird song*.
LACK, D. : *The life of the Robin*. London (nouvelle édition 1965, Witherby).
LORENZ, K. : The companion in the birds world. *Auk* : 54, 245-273.
LORENZ, K. : *Les animaux ces inconnus*, Paris, 156 pages.
TINBERGEN, N. : *Social behaviour in animals*. London (Methuen).
TINBERGEN, N. : *The herring gull's world*. London (Collins).
TINBERGEN, N. : *L'étude de l'Instinct*. Paris (Payot).

LA NIDIFICATION DU BUSARD CENDRÉ

(*Circus pygargus*)

EN LORRAINE BELGE EN 1967.

par B. PETREMENT.

Introduction.

On n'a que peu de données récentes sur les oiseaux nicheurs de la Lorraine belge (Tricot, 1967) et spécialement sur les effectifs du Busard cendré (*Circus pygargus*). En effet, la nidification de ce rapace dans la partie méridionale du pays a été longtemps ignorée comme nous le verrons plus loin. Et pourtant c'est le seul endroit de Belgique où la densité des couples nicheurs est encore appréciable !

Ces notes constituent une vue d'ensemble et les détails qui concernent chaque couple en particulier ont été volontairement omis. Sur le plan de l'avifaune belge, l'important était de montrer la densité de peuplement en Lorraine belge. Des études suivies et plus détaillées sont en cours et demanderont plusieurs années d'observation, notamment à propos de l'évolution du nombre des couples, du choix des biotopes, du comportement, de la biologie de la reproduction, de la nourriture, des mesures de protection et de conservation des milieux.

Signalons en outre que nous n'avons guère pu surveiller les marais que l'après-midi ce qui confère certainement à nos observations un caractère partiel qu'il est nécessaire de souligner. De plus, sachant que l'espèce exigeait la tranquillité complète aux environs du nid (Wille, 1967), nous avons voulu prendre un maximum de précautions pour éviter tout dérangement en respectant la quiétude du marais et en observant à partir des collines voisines dominant les sites de nidification.

La zone explorée correspond en gros à la Lorraine belge : dans le cours de l'exposé aucune localisation précise ne sera fournie. Cette précaution, dictée par des impératifs de protection que chacun comprendra aisément, s'impose de plus en plus si nous voulons éviter que les espèces les plus rares ne soient dérangées inutilement même par les naturalistes les mieux intentionnés.