

1^{ère} partie DÉVELOPPEMENT DES COMPORTEMENTS

Les premiers éthologues (ou éthologues), pour la plupart européens, en particulier Konrad Lorenz et Niko Tinbergen insistaient sur la part de l'inné (instinct) dans les comportements, alors que les psychologues (la plupart américains, comme Skinner) découvraient les immenses possibilités de l'apprentissage, en particulier chez les animaux de laboratoire. L'affrontement prit la forme d'un débat très controversé entre l'inné et l'acquis (« *Nature* » de Lorenz et « *Nurture* » de Lehrman). Actuellement il existe un consensus parmi les éthologues qui considèrent que tout comportement résulte d'influences génétiques et d'influences environnementales qui interagissent. Même le réflexe rotulien (comportement simple !) qui ne nécessite aucune part d'apprentissage, n'est pas complètement déterminé : il ne se développera pas normalement en cas de carences alimentaires. En dehors de ces cas pathologiques, il existe une part d'apprentissage dans tous les comportements, même ceux qui apparaissent les plus stéréotypés (voir par exemple Jaisson 1995 [1]).

Ontogenèse des comportements (de ontos = être et genesis = naissance en grec). On écrit aussi ontogénèse.

On parle aussi d'éthogénèse (Jaisson) = développement des comportements. C'est un néologisme peu utilisé.

I- INNÉ ET ACQUIS DANS LE COMPORTEMENT

Le développement de la vie est extraordinaire : à partir d'un œuf un adulte se forme, l'œuf a toutes les potentialités. Mais qu'en est-il du comportement ?

Les comportements « innés » sont essentiellement liés à la maturation de la motricité. On ne connaît guère de comportements complexes innés, peut-être la peur du serpent (ophidiophobie) chez les chiens et les singes, la peur des fèces de prédateurs chez les rongeurs (chat) et les ruminants (loup). La peur du serpent est souvent considérée comme innée, mais c'est très discuté. Chez le macaque, elle n'est pas innée, le jeune isolé n'a pas peur, mais si des adultes présentent à proximité une réaction de peur, le jeune apprendra cette même réaction. La question

de l'ophidiophobie innée chez l'homme est posée (Voir Jaisson P., *La fourmi et le sociobiologiste*, p. 274).

Le langage a fait l'objet de polémiques intenses, certains considéraient qu'il était inné. Un roi d'Allemagne avait conçu de faire élever deux enfants isolés à leur naissance à l'écart de tout contact langagier pour savoir si la langue qu'ils parleraient spontanément serait l'hébreu, mère des langues, le grec ou le latin. Les enfants restèrent définitivement muets... On retrouve la même idée dans la bande dessinée « Petit verglas » (De Corbeyan et Sattouf, Delcourt, 1- L'enfance volée, 2000) où un psychiatre élève une petite fille dans l'isolement complet pour montrer que l'éducation n'est pas nécessaire au développement.

Pour bien faire comprendre la différence inné – acquis, nous présenterons trois exemples couvrant la gamme des possibles.

a. Les guêpes maçonnes

Les insectes solitaires à vie adulte très courte et sans soins parentaux sont l'exemple d'animaux à comportements innés sans apprentissage. La guêpe maçonne (*Manobia quadridens*, *Mason wasp*) construit une série de 8 à 10 cellules dans la tige d'une plante. Les cellules sont séparées par une cloison maçonnée dissymétrique, la partie tournée vers l'extérieur étant rugueuse, l'autre côté étant lisse. Les larves se transforment en pupe avec la tête orientée vers la sortie. Ce comportement est-il inné ? Oui, mais il est basé sur une réaction très simple : les larves se repèrent sur la rugosité de la paroi qui n'est pas symétrique, comme on a pu le montrer expérimentalement.

Un autre exemple est celui de la construction de la toile d'araignée. Le schéma directeur est codé dans les gènes et s'exprime sous forme d'un schéma moteur. La première toile tissée par la jeune araignée sera parfaite et ne nécessite pas d'apprentissage.

b. L'épinoche

Le comportement sexuel de l'épinoche est apparemment très stéréotypé comme l'a décrit Tinbergen. L'épinoche à 10 épines mâle (*Pygosteus pungitius*, *Ten-spined stickleback*) construit un nid où il attire la femelle avec une parade nuptiale très spectaculaire qui lui permet de mettre en évidence son ventre rouge. Cependant on a découvert des mâles « sournois » non colorés (pseudofemelles), ne paradant pas et qui essaient de féconder les femelles par surprise. Ces mâles ont adopté une stratégie alternative sous la pression de l'environnement. Le patrimoine génétique de l'espèce laisse donc ouvert une large gamme comportementale, avec deux types comportementaux différents.

c. La mémoire sociale des éléphants

Les éléphants vivent en groupe matriarcal dirigé par une femelle leader et ses sœurs. Les mâles quittent le groupe à 10-15 ans à la maturité

sexuelle, mais ne s'accouplent que beaucoup plus tard. Le bébé a une longue histoire d'apprentissage de la nourriture, des pistes de migration avec les points d'eau, etc.. La jeune femelle n'est mature qu'à 20 ans et a donc le temps d'apprendre beaucoup de sa mère et de ses tantes. On observe que le comportement des troupes varie énormément selon les endroits, ce qui s'explique par cette transmission du savoir social. Une illustration de cette mémoire sociale est représentée par la découverte en 1975 en Afrique du Sud d'une troupe anormalement agressive envers l'homme. Comment expliquer cette agressivité ? Après enquête, on a constaté que cette troupe avait fait l'objet d'une tentative de destruction par des chasseurs en 1919, et qu'elle avait gardé la peur de l'homme depuis cette époque alors qu'aucun individu n'était survivant ! La peur de l'homme s'est transmise « culturellement ». On sait maintenant que la présence des vieilles femelles dans les troupes est capitale, elles ont un effet rassurant et calment le groupe. Il faut donc faire très attention à respecter la structure sociale du groupe.

1 - La maturation

Maturation : Changements anatomiques, physiologiques et autres propriétés de l'organisme (croissance, différenciation et morphogénèse). Cela représente à la fois l'histoire évolutive de l'espèce (phylogénèse, de phylon = race, différent de phyll ou phyllon = feuille en grec) et la combinaison unique des gènes de ses parents. Le génotype fixe de façon générale les limites au sein desquelles les structures anatomiques et leur fonctionnement peuvent se développer.

Elle est en principe indépendante de l'expérience.

Exemple de l'aplysie (Fig 3.1, Mc Farland p.36)

L'aplysie (lièvre de mer des anglais) est un mollusque marin sans coquille qui peut atteindre 4,5 kg.

L'aplysie, qui est hermaphrodite, pond de longs rubans d'œufs qui sont tassés par l'animal et collés contre un substrat avec le mucus d'une glande spéciale située dans la bouche. On a découvert en 1984 (Scheller & Axel) que ce comportement est dépendant d'une hormone (ELH egg-laying hormone) produite par certains neurones uniquement et à partir de la maturité sexuelle. Ces neurones spéciaux du système nerveux se sont différenciés à un stade très précoce du développement embryonnaire. Toutes les cellules du corps possèdent le gène de cette hormone, mais il n'est pas fonctionnel. Chez ce mollusque l'action des gènes est donc importante pour la mise en place d'un schéma de ponte stéréotypé.

La marche et le vol dépendent de la maturité du système nerveux et de la coordination des muscles.

Quelques exemples :

- l'écrevisse ne marchera jamais droit (Fables de La Fontaine, *L'écrevisse et sa fille*, Cf. Guyomarc'h p.106)
- les jeunes oiseaux battent des ailes pour « apprendre à voler ». En réalité si on enferme de jeunes pigeons ou hirondelles dans des tubes plastiques où ils vont se trouver en confinement sans pouvoir bouger les ailes, ils vont voler aussi bien que leurs frères et sœurs de même âge.
- le jeune coucou à la naissance expulse les œufs de la couvée du nid hôte.
- il en est de même pour la nage du têtard : si on anesthésie le jeune têtard dans sa gangue sans empêcher la croissance, il nagera à sa taille normale.

Autres exemples chez l'homme :

- les réflexes archaïques chez le bébé humain, comme le réflexe d'agrippement (Fig).
- les bébés humains langés dans des couches très serrées vont marcher au même âge que les autres qui ont pu gigoter en liberté.
- les mimiques du nourrisson humain (Fig 52, Guyomarc'h p.127) : de nombreuses mimiques apparaissent rapidement chez le bébé comme le sourire, la bouderie. On peut se demander si elles sont liées à une imitation visuelle de l'adulte. En réalité ce n'est pas le cas puisqu'elles apparaissent chez les enfants nés aveugles, identiques à celles d'enfants normaux.

2 - La nidification chez les inséparables (Oiseaux du Monde p. 177 ; Le Monde vivant, Fig. 50.2 p.1160)

Les inséparables sont des perruches africaines aux couleurs vives et vivant en couples permanents très calins (genre *Agapornis* - au moins 8 espèces). Elles nichent dans les cavités des troncs d'arbres. Les femelles construisent un nid en forme de coupe avec des rubans de végétal (feuilles, écorces) découpés avec leur bec.

Deux groupes d'espèces existent pour le transport des rubans qui servent à construire le nid :

- des espèces dites évoluées comme l'inséparable masqué (*A. personata*, Kenya) ou l'inséparable de Fischer (*A. fischeri*) découpent de longues bandes qu'elles transportent une à une dans leur bec, comme la plupart des oiseaux.
- des espèces considérées comme primitives qui insèrent les rubans sous les plumes du dos vers le croupion. Les rubans sont courts et plusieurs d'entre eux sont transportés à la fois. C'est le cas de l'inséparable à face rose (*A. roseicollis*) de la côte ouest.

En laboratoire Dilger (1962) a croisé ces inséparables. Les femelles hybrides auxquelles on fournit des feuilles de papier découpent des

bandes de longueur intermédiaire et ... les manipulent de manière intermédiaire, hésitant entre les deux types de comportement, mélangeant les éléments moteurs : tourner la tête et commencer à placer le ruban sous les plumes mais « oublier » de les lâcher, les laisser tomber, etc. Finalement les seuls rubans transportés le sont par le bec mais ne représentent que 6% des prises. Après deux mois d'expérience les essais infructueux persistent mais 41% des items sont transportés dans le bec. Après deux à trois ans les hybrides se comporteront à peu près normalement, mais tournent toujours la tête vers le croupion avant de s'envoler avec leur ruban dans le bec.

Ces expériences montrent que les différences génotypiques entre les deux espèces déterminent les différences phénotypiques et aussi que l'expérience peut modifier les comportements innés.

3- Génétique et comportement

Certains éthologistes comme Lorenz avaient tendance à croire que le comportement était déterminé directement par les gènes, et se construisait comme un immeuble selon un plan préétabli. En fait en ontogenèse biologique, il n'y pas cet isomorphisme. Les influences génétiques et environnementales sont étroitement liées selon un processus d'épigenèse. Chaque étape du développement prépare la suivante mais sans l'imposer.

De très nombreux gènes codent pour des caractères anatomiques ou physiologiques, mais le codage génétique des comportements n'existe pas tel quel. Même si l'intégralité du génome humain est maintenant connue (en fait 30 000 gènes seulement pour l'Homme, soit guère plus que la souris ou le chimpanzé) on ne peut expliquer les comportements par la génétique ! Cela ne revient pas à nier le rôle de la génétique, les éleveurs ont depuis longtemps sélectionné de façon empirique des races d'animaux domestiques en fonction de caractères comportementaux (chiens de chasse, terriers, agressifs, bergers...), mais on n'a aucune idée des bases génétiques de ces comportements. Le seul exemple connu de déterminisme génétique est celui du comportement hugiéniste de l'abeille.

Abeilles hygiénistes (Rothenbhuler 1964) :

La loque est une maladie de l'abeille liée à une bactérie (*Bacillus larvae*) qui attaque les larves juste avant l'operculation, la larve meurt et se décompose. Une résistance à la maladie est apparue : les abeilles désoperculent les alvéoles (Attention, c'est un nom masculin !), extirpent les larves malades et les rejettent hors du nid, on parle de souche hygiéniste. Il y a deux éléments comportementaux : désoperculer l'alvéole et rejeter la larve (Dessin La Recherche). Les souches d'abeilles sensibles à la

maladie sont qualifiées de non-hygiénistes. Rothenbuhler (1964) a montré par des croisements qu'il existait deux gènes récessifs : un gène *u* (*uncap*) de désoperculation et un gène *r* (*reject*) de rejet de la larve malade. Il s'agit de deux loci indépendants.

Les souches hygiénistes sont homozygotes récessifs *uurr*.

Les souches non-hygiénistes sont *UURR*.

Les hybrides de F1 sont *UuRr* et donc non-hygiénistes.

Si l'on fait un back-cross des F1 avec le *uurr*, on obtiendra le tableau suivant : (voir fig 43-9, Le monde vivant)

		Gamètes de F1 <i>UuRr</i>			
		<i>UR</i>	<i>ur</i>	<i>Ur</i>	<i>uR</i>
Gamètes du mâle <i>ur</i>		<i>UuRr</i>	<i>uurr</i>	<i>Uurr</i>	<i>uuRr</i>
Comportement	Non-hygiéniste	Hygiéniste	Rejettent les larves, mais seulement si on ouvre l'alvéole	Désoperculent seulement sans rejeter la larve	

Ce déterminisme a été critiqué, mais des travaux récents utilisant des **QTL (Quantitative Trait Loci)** (Milne 1985, Moritz 1988) ont confirmé la présence des deux ou trois gènes avec des interactions complexes (peut-être plus de deux gènes mais en tous cas peu nombreux). Des travaux récents semblent impliquer 7 QTL qui expliquent chacun 9 à 15% de la variance [2], montrant que le déterminisme simple mendélien des comportements est une illusion.

Sens du temps chez les chauve-souris et les mouches

La notion de l'heure dans la journée est capitale pour la survie des animaux. Ce rythme biologique se maintient le plus souvent en absence de repère. C'est ainsi que les chauve-souris quittent massivement leurs grottes à la tombée de la nuit. En isolement lumineux, le même rythme est maintenu. Les drosophiles éclosent très tôt, à 4 heures du matin ; leur cuticule a le temps de durcir avant l'aube. On connaît des mutants (*per*, *period*) qui ont des éclosions à des heures variables. Il existe même un mutant arythmique.

Mutants comportementaux chez la drosophile

La drosophile est un cas particulier où l'on a identifié de nombreux gènes uniques codant pour un comportement. On en citera quelques exemples :

- le gène foraging (*for*) chez la larve, sur le chromosome 2 avec 2 stratégies pour le déplacement sur milieu alimentaire ("*sitter*" faible activité locomotrice et pupaison près du milieu alimentaire; et "*rover*" le

contraire). On a retrouvé ce gène chez l'abeille où il est associé à la transition comportementale nourrice / butineuse ;

- les mutants de la mémoire sont très nombreux : *dunce*, *rutabaga*, *amnesiac*, *radish*, *zucchini*, *cabbage*, *tetanic*, *turnip*, *linotte* et *latheo*. Dans tous les cas on retrouve un rôle central de l'AMPC ;

- Diverses mutations affectent l'orientation sexuelle : *hni* (*he is not interested* - pas de motivation sexuelle du mâle); *fruitless* (*fru* – le mâle courtise aussi bien les mâles que les femelles sans s'accoupler, ce gène s'exprime à divers niveaux : *fru_satori* - homosexuels uniquement; *fru_2* à *4* bisexuels); mutations de mâles avec cour normale et chant mais infructueux (*celibate*, *platonic*); des femelles qui repoussent les mâles (*spinster*, chaste).

Prédispositions génétiques

On a vu que le caractère des chiens est dépendant de leur race. De nombreux travaux montrent l'existence d'une telle prédisposition. L'abeille vit en moyenne 40 jours, elle change de fonctions dans la ruche en fonction de son âge (d'abord nourrice, puis gardienne et enfin butineuse). Il existe des spécialisations comportementales comme les croque-morts (rejets des cadavres hors du nid), ou chez les butineuses (récolteuses de pollen, d'eau, de nectar, et même selon la concentration en nectar). On a découvert que la reine est inséminée de nombreuses fois par des mâles différents (en moyenne 15 à 20). Il y a donc une grande variabilité génétique parmi les ouvrières. La probabilité de développer tel comportement dépend du père, et donc est attribuable aux différences de génomes entre abeilles [3]. On sait maintenant par les analyses génétiques que la base génétique de la spécialisation est faible pour la récolte du nectar mais fortement marquée pour la récolte du pollen, de l'eau et la communication par les danses. Des études sont en cours pour identifier des QTL qui influencent le butinage. Attention, il ne s'agit là que de prédispositions, pas d'un déterminisme !

Dans le cerveau des abeilles, la transition nourrice - butineuse est associée à des changements de quantités de nombreux ARN messagers (39% des 5500 gènes testés avec une puce génomique), démontrant une très forte plasticité génomique (on a déjà vu le cas du gène *for*). Des manipulations expérimentales permettant de découpler le comportement et l'âge ont montré que les modifications d'ARNm sont liées de manière primaire au comportement. Le profil individuel des ARNm permet de prédire le comportement de l'abeille sans relation avec l'âge (dans 57 cas sur 60, vraies sœurs). Selon Robinson, le génome est beaucoup plus impliqué dans "l'orchestration du comportement" que ce que l'on imaginait [4, 5].

Chez l'homme, régulièrement on découvre des gènes soi-disant impliqués dans la genèse des troubles violents, l'homosexualité,

l'intelligence, la schizophrénie, les troubles obsessionnels compulsifs (TOC), tout cela est à prendre avec les plus grandes précautions. Si l'on peut envisager l'existence de terrains génétiques prédisposant à tel ou tel trouble, en aucun cas il n'y a de déterminisme, donc de fatalité. Le seul domaine possible est celui de la parole, où l'on a découvert un gène qui commande les mouvements du visage et de la bouche, qui permet donc d'articuler normalement. Cependant on est loin du gène à la parole [3].

Stratégies comportementales

Dans une population, la majorité des individus se comporte de telle ou telle manière, mais il existe toujours des « mutants » agissant différemment. Dans la plupart des cas, comme chez les mâles « sournois » de l'épinoche, la stratégie alternative a été sélectionnée.

- Le chant du grillon

Dans la nature, les mâles déploient des stratégies pour conquérir les femelles : parade nuptiale de l'épinoche pour attirer la femelle dans le nid, chant des oiseaux ou du grillon. Mais certains font l'économie de ces comportements. Comme on l'a déjà vu, certains mâles d'épinoche ne parodent pas mais attendent à proximité du nid d'un mâle paradeur pour subrepticement déposer leur semence sur les œufs pondus par la femelle. Il existe des grillons qui ne chantent pas et se contentent de s'accoupler par surprise avec les femelles attirées par les chanteurs. On qualifie ces stratégies de sournoises. Dans le cas du grillon, elle a une base génétique, en effet il est possible de sélectionner en laboratoire les deux lignées. La stratégie sournoise peut se maintenir dans la nature car le chant a un coût : les chanteurs sont repérés plus facilement par des prédateurs comme les mouches tachinaires (Fig 8.2, IBE 1981).

- Migrations des oiseaux

De nombreux oiseaux ont une direction innée de leur migration, en l'occurrence vers le sud. L'orientation se fait par le champ magnétique et les étoiles, avec une primauté pour le champ magnétique.

La fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) a une distribution très large dans toute l'Europe du nord et l'Asie en été. Celles qui vivent en Angleterre, Autriche et Allemagne en été, passent l'hiver en Méditerranée occidentale (Espagne). Une colonie mutante est apparue qui a perdu sa boussole et migre vers l'Angleterre où elle a trouvé des hivers doux depuis plusieurs années. La tendance des britanniques à nourrir les oiseaux en hiver a encore augmenté leur survie et ces migrants deviennent chaque année plus nombreux. On assiste donc à une modification du flux migratoire dont l'origine est génétique [6].

II - APPRENTISSAGE ET MATURATION

Les travaux sur le nourrissage des poussins de goélands sont un bon exemple de comportement dépendant de la maturation, mais influencé par l'expérience.

1 - Travaux de Tinbergen et Perdreck (1950)

En 1951 Tinbergen publie « *L'étude de l'instinct* », l'un des livres fondateurs de l'éthologie (Traduction française 1963).

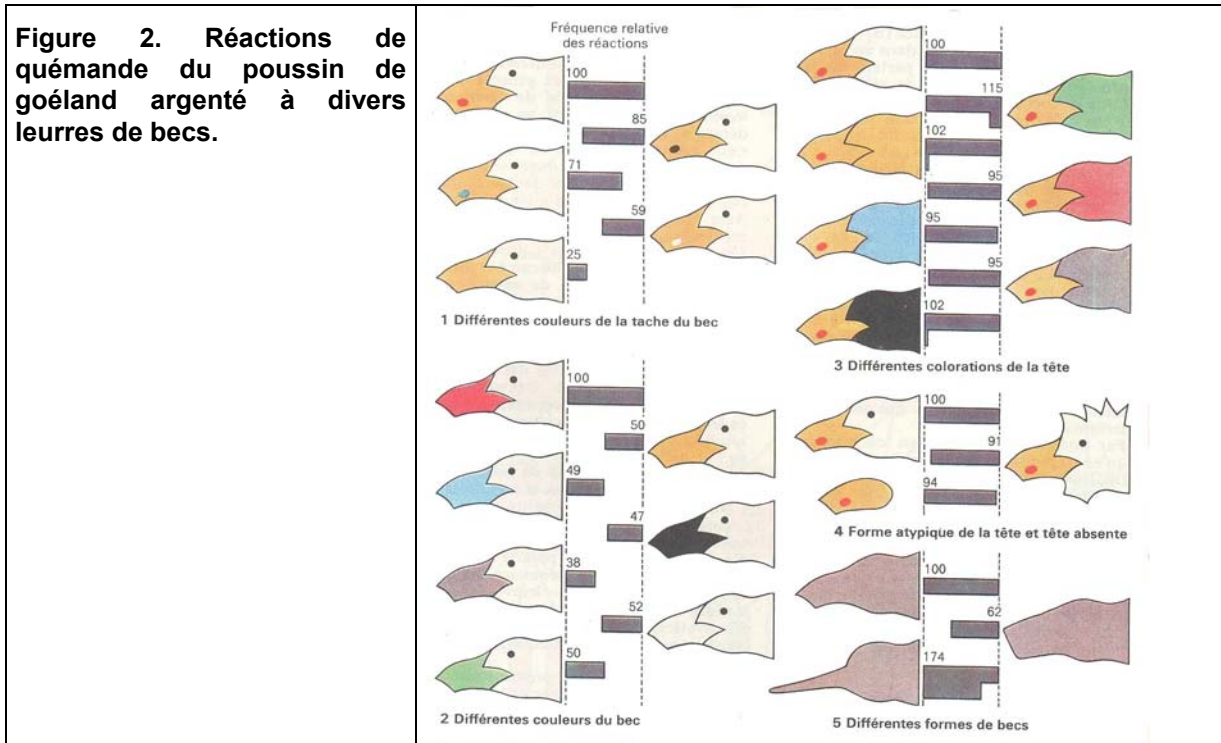
Les travaux de Tinbergen et Perdreck ont porté sur le goéland argenté (*Larus argentatus*, *herring gull* = goéland des harengs), très fréquent sur nos côtes où l'on peut entendre ses hurlements et ricanements. C'est un oiseau à bec jaune avec une tâche rouge et les pattes rouges. La couvée comporte 2 à 3 poussins que les parents nourrissent en se relayant avec des aliments pêchés en haute mer ou dans les ports voisins ou encore de plus en plus dans les dépôts d'ordures très loin à l'intérieur des terres. Le parent abaisse la tête avec le bec vers le bas légèrement au dessus du poussin. Puis il dodeline lentement la tête d'un mouvement latéral régulier, le poussin frappe alors avec son bec celui du parent, ou l'agrippe, il peut solliciter ainsi plusieurs fois. Le parent régurgite alors sur le sol du nid la nourriture déjà partiellement digérée qui se trouvait dans son jabot, et que le petit avale goulûment (Photo).



Figure 1 Goéland argenté

Le poussin semble viser la tâche rouge du bec jaune de l'adulte. Les auteurs ont donc cherché à mesurer l'effet de leurres de becs plus ou moins modifiés balancés au bout d'une baguette devant un poussin naïf, sur le terrain, présentés en ordre aléatoire (Figure 2).

Figure 2. Réactions de quémande du poussin de goéland argenté à divers leurres de becs.



Expérience n°1 : importance de la couleur de la tâche du bec (1)

Le bec restant jaune on fait varier la couleur de la tâche. Là encore toutes les couleurs sont réactogènes, mais le rouge est le plus efficace, le noir le suit de très près.

Expérience n°2 : importance de la couleur du bec (2)

Toutes les couleurs provoquent des réponses, mais le bec rouge est le plus stimulant, c'est la couleur de la tâche du bec de l'adulte.

Expériences n°3, 4 et 5 : importance de la couleur de la tête et de la forme de la tête: elle sont très secondaires.

Importance du contraste de la tâche du bec

Le bec est gris mais la couleur de la tâche varie du blanc au noir en passant par divers gris. Les meilleurs résultats sont obtenus avec une tâche contrastée.

Importance de la localisation de la tâche rouge

Un leurre avec une tâche rouge au dessus du front est peu efficace, et les sollicitations se répartissent d'ailleurs pour moitié sur la tâche erronée et pour moitié sur l'emplacement présumé.

La conclusion est que la tâche du bec est l'élément le plus important dans le déclenchement de la sollicitation par sa couleur rouge et par son contraste. On peut d'ailleurs réaliser un leurre supranormal avec une baguette rouge et 3 bandes claires à son extrémité. Cette baguette déclenche 26% de sollicitations en plus. Pour Tinbergen, le nouveau-né possède une « image mentale » du parent, qui a valeur de stimulus déclencheur de la sollicitation. Ce sont les **IRM** (mécanismes innés de déclenchement). La réponse du jeune est un mécanisme instinctif.

En fait on s'aperçoit très vite qu'il y a contradiction entre l'image mentale du parent innée et l'existence de réponses à des stimuli variés, et d'un leurre supranormal très frustré...

2 - Travaux de Hailman (1967)

Hailman est d'inspiration de l'école épigéniste américaine mettant en avant le rôle de l'expérience et de la maturation. Il a appliqué ses idées au développement du comportement de sollicitation du poussin de goéland atricille (*Larus atricilla*, d'Amérique du Nord), espèce à tête noire avec le bec gris sans tâche et les pattes grises (Les oiseaux du monde, p. 150).

Hailman a observé les poussins et constaté qu'ils sont très maladroits à la naissance, puis au bout de 48h ont une précision qui devient très bonne.

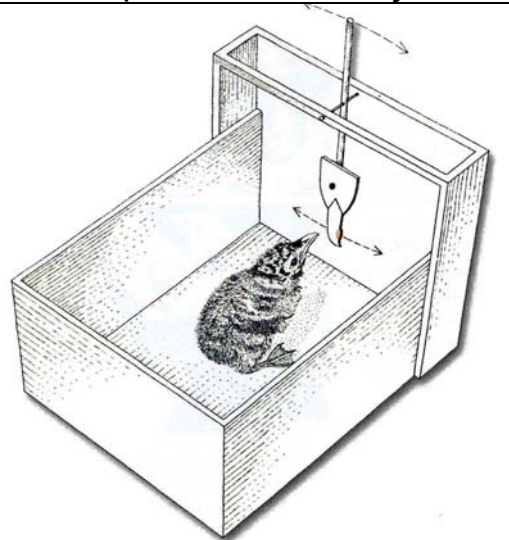
Expérience 1 : précision du coup de bec à l'éclosion.

Des œufs fraîchement pondus ont été mis à éclore en incubateur opaque pour éviter toute stimulation visuelle du poussin avant l'éclosion. Puis le poussin est placé dans un dispositif expérimental où il peut frapper le leurre une douzaine de fois (Figure 3). Le premier jour, il atteint la cible une fois sur trois seulement, dans 50% des cas le second jour et dans 75% le troisième jour. Il y a donc une différence considérable entre un poussin d'un jour et un poussin de trois jours.

Figure 3

Étude de la précision du comportement de quémante du poussin de goéland à l'aide de leurres.

Pour la Science, n° spécial Konrad Lorenz, Novembre 2002 – Février 2003, p. 26.



On peut émettre trois hypothèses :

- l'expérience permet d'améliorer la performance avec l'utilisation des informations du milieu ;
- la maturation purement physiologique (motrice plus visuelle) se met en place indépendamment du milieu, ce qui explique l'augmentation de la précision des coups de bec ;
- les deux phénomènes interagissent.

Expérience 2 : étude de l'influence de l'isolement social

Des poussins ont été élevés à partir de l'éclosion en chambre noire. Ils ont été répartis en quatre groupes : nourris de force pour éviter l'expérience de la sollicitation, nourris de force après éclosion artificielle, pas nourris du tout (l'animal vit sans problèmes sur les réserves de la vésicule vitelline), ou enfin replacés avec leurs parents.

A 3j tous les poussins sont testés dans le dispositif. Seuls les témoins élevés auprès des parents adoptifs atteignent 75% de précision, les trois autres lots ont 30 à 50% seulement. Il semble donc que la maturation provoquée par la stimulation visuelle et l'expérience du picorage soient toutes deux nécessaires.

Expérience 3 : étude de la valeur spécifique des stimuli en fonction de l'âge du poussin.

L'auteur a fait un très grand nombre d'expériences pour mieux comprendre les caractéristiques des stimuli. Il a modifié les caractéristiques du bec par rapport à la tête du parent : les poussins d'un jour sont sensibles au bec, la tête est sans importance alors qu'à huit jours ils sont sensibles à la configuration globale de la tête des parents, le bec isolé perdant sa valeur déclenchante.

Le poussin goéland ne vient pas au monde avec une photographie mentale de la tête de ses parents qui lui permettrait de les reconnaître aussitôt, il répond à des stimuli très simples (un bec suffit, celui d'une autre espèce marche aussi, ce bec doit bouger). Au bout d'une semaine, on peut parler d'image mentale beaucoup plus précise, c'est la tête du parent.

Expérience 4 : adoptions croisées

Si on fait élever des poussins de goéland à tête noire (*L. atricilla*) par des goélands argentés et vice versa on constate que les poussins réagissent mieux au bec du parent adoptif qu'à celui du parent biologique. On a donc un facteur d'apprentissage, le stimulus renforcé étant beaucoup plus efficace.

Ces résultats sont incompatibles avec ceux de Tinbergen qui n'avait pas contrôlé le facteur âge ! L'image mentale de la tête des parents n'est pas innée, mais acquise.

Conclusions sur les goélands

Les prédispositions sensorielles et motrices des poussins permettent de percevoir la tache rouge contrastée (goéland argenté) ou le bec gris - rouge (goéland atricille) à l'extrémité de la tête des parents et d'y porter un coup de bec pour obtenir de la nourriture. La maturation, notamment du système visuel, et l'expérience acquise par les demandes répétées des poussins améliore significativement la coordination de leurs mouvements et donc la précision des coups de bec sur le bec du parent.

L'apprentissage est lié au renforcement par la nourriture qui active un système neuronique appelé système de récompense du jeune.

III - ONTOGÉNÈSE DES COMPORTEMENTS DÉTERMINÉS PAR L'EXPÉRIENCE

Progressivement, nous sommes passé de comportements innés à des comportements où l'acquis a un rôle grandissant. Nous allons voir maintenant des effets de l'expérience, où l'inné ne détermine plus que des limites très larges.

1 – Empreinte

Elle correspond au développement de relations d'attachement sur un modèle de l'environnement, juste après la naissance. Une relation d'attachement se caractérise par un lien affectif envers le sujet (ou l'objet) d'attachement, la présence de ce sujet entraîne un apaisement, un bien-être alors que l'absence du sujet entraîne des réactions de détresse.

a) L'empreinte filiale

Elle apparaît chez les animaux précoces comme les oiseaux nidifuges (quittant leur nid après l'éclosion, par ex. les oies, canards, poulets, cailles...) et les mammifères herbivores qui doivent suivre leur mère. Les canetons et oisons suivent leur mère à la queue leu-leu. C'est un comportement adaptatif car la mère sait mieux que les jeunes trouver la nourriture, un endroit pour dormir et éviter les prédateurs. Lorenz est très célèbre pour avoir découvert le phénomène de l'empreinte (en 1927 sur les choucas – même s'il y avait déjà de nombreuses observations auparavant par d'autres chercheurs comme Heinroth en 1911 ou Spadling vers 1870 !). Il a élevé des oisons (d'oie cendrée) en incubateur. Après avoir passé le début de leur vie auprès de Lorenz, ils suivent fidèlement leur « mère » adoptive et ne reconnaissent pas les adultes de leur espèce. Devenues adultes, ces oies préféraient la compagnie de Lorenz et d'autres humains à celle de leurs congénères, et tentèrent même parfois de s'accoupler avec des humains [7]. La mère biologique n'est donc pas forcément le modèle d'attachement filial [« La mère n'est pas l'oiseau qui pond l'œuf, mais l'oiseau qui l'a fait éclore, dit le poète ». Marek Halter, *Les mystères de Jérusalem*, Robert Laffond 1999, p. 54].

La reconnaissance de la mère n'est pas innée chez les oies cendrées. Elles réagissent à des stimulus qui ont certaines caractéristiques simples, comme le fait d'être le premier objet mobile rencontré (photo poussin avec balle). Ce qui est inné c'est la capacité à réagir au stimulus apporté par l'environnement. Le stimulus d'empreinte chez les oies est un objet mobile, par exemple une boîte ou une balle, ce stimulus est plus efficace s'il émet un son, même différent de celui d'une oie.

Chez le poussin, l'empreinte avec une boule rouge est beaucoup moins forte qu'avec une poule empaillée. Il y a donc une prédisposition à apprendre le stimulus naturel (poule par ex.). En plus le poussin apprend les caractéristiques individuelles de sa mère.

L'expérience prénatale de l'embryon dans l'œuf peut être importante. L'embryon de canard détecte les bruits extérieurs dès le 15^{ème} jour (sur une incubation de 27 jours) et répond par des vocalisations. Ceci facilite l'imprégnation ultérieure (Gotlieb 1971).

Dans le film « Le peuple migrateur », on voit des oies bernaches imprégnées à l'homme et à son ULM, qui volera ensuite pour les emmener en migration.

Neurobiologie de l'empreinte chez le poussin domestique (Bateson et Horn, à partir de 1972)

L'empreinte s'accompagne d'incorporation d'uracile radioactif dans le toit du cerveau (autoradiographie) au niveau de l'IHVM (Rosensweig p. 690-691). IHVM = Hyperstrié Ventral Intermédiaire et Médian.

La destruction de cette zone empêche les effets de l'entraînement du jeune poussin avec un stimulus (Horn 1985). Une empreinte de 6h suffit pour voir apparaître des modifications au niveau synaptique : il se produit un accroissement des zones réceptrices post-synaptiques de l'IHVM. Ce phénomène n'apparaît que du côté gauche, le cerveau du poussin est déjà latéralisé à la naissance.

L'empreinte chez l'agneau

La recherche de la mamelle est le premier acte du mammifère nouveau-né, les premières tétées ont de nombreux effets dont celui d'apprendre à reconnaître sa mère [La tétée a un intérêt nutritionnel, elle assure une immunisation passive grâce aux immunoglobulines contenues dans le colostrum -liquide sécrété par les glandes mammaires juste après la mise bas-, le colostrum transfère également les souches bactériennes qui vont coloniser le tube digestif et diverses hormones. La tétée module aussi l'activité cardiaque et a un effet sédatif.]. On a longtemps pensé que le signal de reconnaissance était olfactif mais il semble que ce soit plutôt le canal visuel qui soit prépondérant. Plus tard il y a aussi reconnaissance des cris de la mère. Les 6 premières heures sont déterminantes dans l'établissement du lien avec la mère, et les premières tétées sont importantes (ingestion de colostrum par l'agneau). Il y a libération de CCK (Cholécystokinine, peptide sécrété par le duodénum lors de l'arrivée des aliments, il stimule le pancréas et la vésicule biliaire, agit sur la mémoire), qui quintuple en quelques heures et commence à diminuer au bout de 24h. Le mécanisme implique les récepteurs CCK-A (et pas les CCK-B). L'agneau est ainsi capable de discriminer sa mère d'une brebis étrangère entre 12 et 24 h après la naissance.

Chez les mammifères herbivores, le jeune doit suivre sa mère immédiatement, pourtant l'empreinte filiale n'existe pas chez tous ces animaux. Chez le gnou, les femelles accouchent en commun, le jeune est sur pied en quelques minutes et en moins d'une heure il court aussi vite que sa mère. Souvent l'imprégnation maternelle est insuffisante et de nombreux petits se perdent [8].

"Pour que survivent les petits du cheval et de la plupart des autres bêtes qui paissaient en grand nombre dans les steppes, il fallait qu'ils puissent se tenir sur leurs pattes et courir presque aussi vite que leur mère peu après la naissance. Sans cette capacité, ils auraient été une proie facile pour les prédateurs et l'espèce n'aurait pas survécu" Jean M. Auel, *Les enfants de la terre n°5 : Les refuges de pierre*, France Loisirs 2002, p. 930-1.

Une double empreinte semble exister chez les animaux de compagnie (chats et chiens) qui s'attachent à la fois à leur mère et à l'homme. Un chiot doit être familiarisé à l'homme très tôt, sinon aura des difficultés d'intégration dans une famille.

Autre exemple : chez les fourmis et les abeilles ou guêpes, il y a apprentissage de l'odeur coloniale à l'émergence, et même déjà au stade larvaire dans certains cas. Chez les fourmis, c'est l'odeur des congénères qui est importante, chez les guêpes, c'est l'odeur du carton du nid qui sert de signal d'apprentissage ; chez l'abeille, c'est l'odeur de la cire. L'abeille l'ouvrière nouveau-née apprend à reconnaître l'odeur de la reine dans les jours qui suivent l'éclosion imaginale. Une anesthésie au CO₂ élimine cet apprentissage, qui peut alors être remplacé par un autre.

b) Autres types d'empreinte

L'empreinte est un phénomène largement répandu.

b1) L'empreinte environnementale

Les saumons éclosent en eau douce et migrent vers la mer où ils atteignent la maturité sexuelle. Les adultes reviennent pour frayer dans le cours d'eau où ils sont nés même après plusieurs années en mer pour certaines espèces. C'est une prouesse d'orientation. Cette capacité repose sur une empreinte olfactive sur les caractéristiques de l'eau de la rivière. Si l'on élève de jeunes saumons dans une eau contenant de la morpholine (un anti-inflammatoire), ils vont ensuite remonter un cours d'eau où l'on a déversé cette substance. Dans les conditions normales, les saumons s'imprègnent de l'odeur complexe du lieu de naissance et la mémorisent. Cela paraît possible quand on sait que l'eau de source a des qualités gustatives très variables (la qualité d'un whisky *single malt* tient surtout à celle de la source, Pour La Science nov 98). L'odeur des

jeunes qui descendent la rivière aiderait les autres, il pourrait y avoir en effet une odeur commune liée à la parentèle. Mais ceci est à démontrer.

Autres exemples :

- déterminisme du choix de l'habitat chez la souris sylvestre, voir TD
- empreinte alimentaire chez de nombreux insectes phytophages : l'adulte se nourrira sur la plante où il a vécu. Il existe des cas où il n'y a pas besoin d'apprentissage, l'odeur recherchée est inscrite de manière innée. On parle alors de coévolution entre l'insecte et la plante.

b2) empreinte sexuelle

Suite à l'empreinte filiale, un attachement se développe entre le jeune et ses parents (biologiques ou adoptifs). Pourtant cette expérience peut avoir aussi des effets à long terme à l'âge adulte, au niveau des relations sociales ou du choix du partenaire sexuel. Cette empreinte est plus tardive. Elle a été décrite par Lorenz en 1935 à partir d'observations d'une tourterelle essayant de s'accoupler avec la main d'un homme. Chez les pigeons domestiques de variété blanche ou noire, Warrimer (1963) a élevé des jeunes d'une couleur avec des parents de l'autre couleur. Les jeunes mâles ont le plus souvent préféré former un couple avec la femelle de même couleur que celle de ses parents adoptifs. Le choix de la femelle est moins évident car c'est surtout le mâle qui décide. On peut aussi faire la même expérience avec des espèces différentes, mais proches. Cela a été réalisé entre des canards de diverses espèces, des canards et des oies, de la volaille sauvage et domestique, des hirondelles de fenêtre et de cheminée, différentes espèces de goélands ou de pinsons. Citons les expériences célèbres de Immelman (1972) sur des pinsons. Il a fait élever des mâles de diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) par des bengalis (*Lonchura striata* ou pinson du Bengale). Ces mâles adultes essaieront de s'accoupler de préférence avec des femelles de l'espèce adoptive, même après une séparation de huit ans. La préférence sexuelle se généralise à tous les membres de l'espèce adoptive. Cette empreinte n'est d'ailleurs pas absolue puisqu'elle n'empêche pas la reproduction en l'absence du modèle d'imprégnation.

Les femelles ont en général un modèle inné d'accouplement et n'ont donc pas besoin d'empreinte.

Cette empreinte est parfois couplée à un apprentissage individuel des caractéristiques précises des parents, et plus tard il y aura recherche d'un partenaire légèrement différent, comme cela a été montré chez le cygne, cela évite la consanguinité.

L'empreinte sexuelle chez les oiseaux est possible aussi avec des « parents » très différents, comme des hommes qui élèvent un oiseau à la main. Immelman a recensé plus de 25 espèces où cela est possible. Chez les mammifères, il n'y a pas d'empreinte sexuelle par rapport à un modèle visuel, mais ils orientent leurs choix sexuels en fonction de leur expérience olfactive précoce en relation avec le système CMH. En effet, le complexe majeur d'histocompatibilité (ou Hla chez l'homme) n'a pas seulement un rôle dans l'immunité, mais permet un marquage olfactif individuel. L'américain Yamazaki a découvert en 1988 que les souris de laboratoire construisent pendant la période d'allaitement un modèle de référence avec leur mère et leur fratrie, qu'elles utiliseront pour chercher un partenaire sexuel un peu différent. Cela permet d'éviter l'inceste. En revanche, elles vont plutôt coopérer, par exemple pour faire des nids communs, avec des partenaires de même CMH. Dans l'espèce humaine, on vient très récemment de retrouver cette préférence pour des partenaires sexuels à odeur légèrement différente [9, 10].

b3) empreinte sociale

Chez les chiens, il existe une période sensible de 3 à 10 semaines, pendant laquelle les contacts sociaux normaux se développent. Un chiot privé de contacts sociaux normaux jusqu'à 14 semaines sera mal socialisé. Le chiot, qui développe un double attachement comme on l'a vu, développera une relation durable avec son propriétaire s'il est en contact avec lui pendant cette période sensible cruciale.

Chez les primates aussi, le contact entre la mère et l'enfant, mais aussi les autres jeunes sont déterminants pour le développement de relations sociales normales (Hinde 1974).

L'attachement à l'homme existe aussi chez les mammifères marins élevés en bassin de démonstration. Il peut être indélébile, c'est ainsi que la célèbre orque Keiko, vedette du film *Sauvez Willy*, n'a pu se réadapter à la vie sauvage malgré des millions de dollars dépensés. Elle avait été relâchée dans un fjord de Norvège où elle est morte à 27 ans le 12 décembre 2003 (Le Monde 16 déc. 2003).

b4) empreinte parentale

L'empreinte ne concerne pas uniquement les jeunes animaux. Les adultes peuvent apprendre à reconnaître leurs jeunes à la suite d'une empreinte. Les goélands argentés apprennent les caractéristiques des cris de leur oisillon dans les deux jours qui suivent l'éclosion. Par la suite ils tuent et dévorent tout oisillon étranger. De même on peut, au cours des deux premiers jours, faire adopter un autre oisillon. Il en est de même chez le manchot empereur qui est capable de trouver son poussin dans une nurserie qui peut en comporter plusieurs milliers grâce au cri

d'appel de celui-ci. La situation est différente chez la mouette tridactyle qui niche dans les falaises, où les poussins ne peuvent changer de nid. Il est possible de changer les poussins pendant 5 à 6 jours.

Le cas du coucou (*Cuculus canorus*) : les passereaux parasités sont capables dans une certaine mesure de reconnaître les œufs du coucou et de les rejeter hors du nid. Les hôtes apprennent les caractéristiques de leurs œufs à la première couvée, mais s'ils parasités lors de cette couvée ils accepteront toujours les œufs de coucou. Au contraire des œufs, les poussins ne sont jamais rejetés : tout poussin est accepté sans apprentissage. En effet, un apprentissage serait trop dangereux, car les risques d'erreur sont grands, les jeunes poussins se ressemblent trop (Lotem 1993)

De nombreux cichlidés abritent dans leur bouche les alevins qui sont reconnus. Les alevins d'une autre portée sont dévorés.

On trouve cette même empreinte chez la brebis qui reconnaît son agneau à l'odeur du liquide amniotique en le léchant et contrôle ensuite l'accès aux mamelles par un flairage d'identification. Elle contraint l'agneau à se diriger d'abord vers la tête. La mère est sensible à l'odeur des agneaux pendant une heure après la mise bas, pendant cette période un agneau peut être adopté après un contact de 5 minutes. Ceci existe chez la chèvre et aussi chez des animaux sauvages en troupeaux se déplaçant souvent comme les antilopes. Chez la brebis, on connaît le mécanisme neurologique ; ce sont les cellules mitrales du bulbe olfactif qui permettent l'imprégnation. Pendant le pré-partum elles ne réagissent pas à l'odeur d'un agneau, quelques heures après la mise bas, 60% d'entre elles répondent à une odeur d'agneau et se spécialisent en deux types, odeur de son petit, ou odeur d'un agneau étranger qui sont ainsi clairement discriminés. Des neurones à GABA ou à glutamate sont impliqués (Kendrick).

Le phoque commun (*Phoca vitulina* – pas d'oreilles externes, on le trouve en France dans la baie de Somme) est un bon exemple d'empreinte dont le rôle est très important. Il a été étudié en 1987 par des chercheurs canadiens sur l'île de Miquelon, où l'on trouve une bande de 700 individus. Cet animal vit de manière synchrone avec la marée, à terre quand elle est basse, en mer quand elle est haute. Le bébé doit suivre absolument sa mère dès la première marée, et ensuite pendant un mois où il est allaité. Un lien mutuel est établi dans les 45 minutes après la mise bas et quand la première marée arrive c'est la mère qui établit le contact, elle reconnaît les cris de son bébé. La reconnaissance des jeunes semble être la règle chez les pinnipèdes, parmi les 33 espèces, seules celles qui ne forment pas d'agrégats

comme le phoque d'Hawaï (*Hawaiian monk seal, Monachus schauinslandi*) ne semblent pas reconnaître leurs petits. D'autres phoques laissent leurs petits dans des nurseries, la femelle doit retrouver son jeune parmi des centaines, parfois des milliers de petits. Cela a été montré par des expériences de play-back sur au moins 7 espèces (voir le film de Jouventin).

Caractéristiques de l'empreinte

Selon Lorenz, l'empreinte se distingue des autres formes d'apprentissage par deux caractéristiques :

- période critique : c'est la période de temps pendant laquelle l'empreinte peut se produire. Elle est limitée à une courte durée. A l'issue de cette période, l'empreinte est impossible ou en tous cas très difficile. Par exemple, si on isole complètement un oison nouveau-né de tout objet mobile pendant les deux premiers jours, l'empreinte devient impossible.
- irréversibilité : les effets sont définitifs et à long terme.

En réalité, on sait maintenant que période critique et irréversibilité ne sont pas absolues. Les jeunes peuvent encore s'imprégner après la période critique, même si cela devient de plus en plus difficile. La durée de la période critique dépend de la qualité des stimuli, si elle est faible la durée est plus longue. On peut aussi amener un animal à s'accoupler avec un partenaire ne correspondant pas au stimulus d'imprégnation, ou changer le modèle sexuel au moment de la puberté.

On considère aussi maintenant que l'empreinte est une forme d'apprentissage, avec mise en place d'une représentation interne du modèle familial.

Est-ce que l'empreinte existe chez l'homme ?

On sait que le bébé nouveau-né développe une relation d'attachement avec sa mère et les autres personnes de son entourage, il reconnaît sa mère à l'odeur, et inversement la mère reconnaît son bébé (à l'odeur, mais aussi par ses cris). Ces phénomènes ne sont pas obligatoires, et on ne connaît pas les effets à long terme d'une possible empreinte.

2- Apprentissage du chant chez les oiseaux

Chant du pinson (Guyomarc'h p.120)

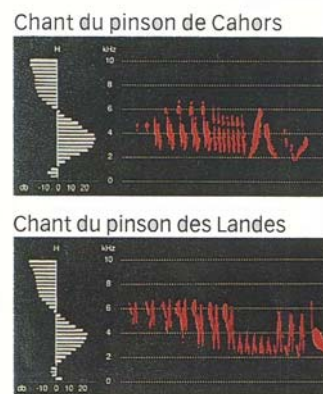
Thorpe (1958) et Nottebohm (1968-70) ont montré que le chant des pinsons mâles est appris en écoutant les parents. En 10 mois environ, le jeune acquiert de deux à six thèmes différents et les conservera toute sa vie.

Au printemps, pendant les deux premières semaines, les premières vocalisations sont des « chirp » (gazouillis) de sollicitation (Fig. Na). Ensuite apparaît le préchant (« subsong ») qui est un gazouillis

compliqué et décousu (Nb). Le préchant disparaît en automne et reprend en février. Il se transforme progressivement en chant structuré avec des notes et des séquences caractéristiques du chant de pinson (Nc) composées de 1 à 6 phrases, et fixé pour toute la vie de l'animal.

De véritables dialectes apparaissent ainsi : le répertoire varie en fonction du lieu de naissance, le chant est appris par les voisins (Figure 4). Chez le pinson, il y a 14 dialectes dans le sud-ouest de la France, avec 3 grands ensembles (Massif Central, Pyrénées et Landes). Lors de migrations, les jeunes apprennent le dialecte local ! Ces dialectes ne forment pas une barrière sexuelle, les croisements entre populations sont toujours possibles.

Figure 4. Les pinsons de Cahors et ceux des Landes n'ont pas du tout le même chant (Science et Vie, juin 2002)



Dans le cas du bouvreuil du continent européen et des Açores (1500 km de distance), la barrière des dialectes empêche les accouplements [11].

On connaît de nombreux exemples de dialectes. En 2001, une étude présentée à la Royal Society de Londres montrait que le perroquet amazone à nuque jaune (*Yellow naped amazon parrot, Amazona auropalliata*) au Costa Rica présente de nombreux dialectes. Un dialecte est commun à un dortoir de 8 à 10 nids comprenant 50 à 200 oiseaux. Certains oiseaux à la limite entre deux dortoirs peuvent avoir les deux répertoires. Les appels des perroquets, à la différence de la plupart des oiseaux chanteurs sont émis par les deux sexes. Il a été montré par des analyses génétiques que les limites des dialectes n'étaient pas des barrières génétiques, un flux d'échanges géniques important existant entre les dortoirs [12].

Diverses expériences ont permis d'apprécier les effets de l'environnement auditif sur ce développement.

- des jeunes élevés en groupe sans contact avec des adultes développeront un préchant normal, mais un chant définitif incomplet, sans fioritures, avec des notes moins bien définies (IG). Cela montre le

rôle important de trois facteurs possibles : l'imitation des adultes, l'écoute des autres jeunes et sa propre écoute.

- des pinsons élevés à la main en isolement auditif complet vont produire un chant dont les caractéristiques de base sont normales mais il est très monotone, sans phrases distinctes ni fioritures (I). La compétition vocale entre jeunes est nécessaire à la segmentation du chant en phrases.

- si on rend le jeune sourd par un bruit blanc, puis par destruction de la cochlée à l'âge de trois mois, les oiseaux chanteront des gazouillis désagréables, sans note définie, sans début ni fin (IA).

- si on assourdit le jeune pendant la phase de préchant, ou pendant l'hiver, les pinsons produisent au printemps des chants déstructurés. Si les animaux sont opérés après l'établissement du chant individuel, les animaux ne sont pas capables de conserver ces thèmes. Pour qu'il n'y ait pas régression, il faut que les oiseaux aient chanté au moins pendant une saison avant l'opération.

Les oisillons développent donc au printemps un chant dont la qualité est corrélée à l'expérience acquise. Plus l'expérience auditive est limitée, plus la qualité du chant sera rudimentaire.

Caractéristiques de l'apprentissage du chant :

- ce n'est pas une empreinte car il n'y a pas d'attachement envers un modèle, même s'il y a une période critique.

- Période critique : le pinson ne peut plus enrichir son répertoire après l'âge de dix mois. La durée de cette période critique est liée à la présence d'hormone mâle. Si on castré les sujets, on empêche l'apparition du chant et on repousse la fin de la période critique. Avec injection de testostérone, le chant stable apparaît.

- Limites de la plasticité : l'expérience auditive doit être représentative de l'espèce pinson. Les chants d'autres espèces ne permettent pas l'apprentissage, mis à part le cas du Pipit.

Au contraire, le canari mâle réapprend après chaque saison de reproduction, il change de chant d'année en année. Au printemps il y a une véritable neurogenèse dans deux zones particulières du cerveau. Les neurones poussent du HVC (= Hyperstriatum ventralis, pars caudalis = centre vocal supérieur 4 fois plus gros chez le mâle que chez la femelle ; proche de l'IHVM impliqué dans l'empreinte) vers le RA (Robustus Archistrialis) qui commande le syrinx [on dit aussi la syrinx] par le nerf hypoglosse (Nottebohm 1990). Pour une revue récente, voir [13].

Variations chez les oiseaux [14]

- chez les bruants américains (*Zonotrichia leucophrys*, bruant à couronne blanche) étudiés par Konishi (voir [15]), on observe à peu près la même chose que chez le pinson avec des dialectes (cf Manning

Dawkins 1998, p. 107). Les animaux élevés en isolement dans un caisson insonorisé développent des chants anormaux. La période critique est pour cette espèce de 50 jours : si on passe le chant d'un adulte entre 10 et 50 jours à l'oisillon isolé, il apprendra normalement, si on le fait après l'âge de 50 jours le stimulus ne sera pas efficace et il chantera comme un oiseau entièrement isolé. L'animal rendu sourd ne développera pas de chant normal. L'apprentissage nécessite donc chez le bruant un double mécanisme : enregistrer un modèle de chant en écoutant un adulte et reproduire ce modèle en s'écoutant chanter. L'apprentissage du chant d'autres espèces est aussi impossible, comme chez le pinson, ce qui traduit les limites innées des capacités d'apprentissage. La présence d'un adulte est un stimulus très fort car il peut interagir avec le jeune. L'expérience peut encore une fois modifier une tendance innée, mais dans certaines limites, d'où la notion parfois utilisée d'apprentissage instinctif. Les mêmes effets sont observés chez l'étourneau : les jeunes en contact uniquement avec des adultes apprendront un chant pauvre. Et des jeunes élevés entre eux sans jamais avoir entendu d'adultes, produiront un chant totalement aberrant [16].

Tous les niveaux peuvent se trouver chez les oiseaux, depuis l'absence complète d'effet d'expérience, jusqu'à l'imitation intégrale des adultes.

- Chez plusieurs espèces de fauvettes européennes, le jeune chante parfaitement sans apprentissage. Les tourterelles, le coq domestique sont complètement insensibles à l'isolement. Certaines espèces n'ont même pas besoin de s'entendre chanter comme le moucherolle phébé d'Amérique du Nord (*Sayornis phoebe*).
- Le bruant chanteur (*Melospiza melodia*), proche du bruant à couronne blanche, doit aussi apprendre mais il est moins sensible à l'isolement total. Il apprend à chanter normalement, mais son répertoire est peu étendu.
- On connaît dans le monde plusieurs dizaines d'espèces capables d'imiter en totalité ou partiellement le chant ou les cris d'autres Oiseaux. Ce sont par exemple, en Europe, l'hypolaïs polyglotte, la rousserolle verderolle, l'étourneau ; en Nouvelle-Guinée, les paradisiens. Certaines espèces sont capables non seulement de copier le chant de leur espèce, mais aussi d'imiter des sons divers. C'est le cas des merles, bouvreuils, mainates. Le moqueur polyglotte du sud des USA et du Mexique (*Mimus polyglottos*) a un répertoire d'au moins 150 chants, comprenant diverses espèces d'oiseaux, de cris d'animaux, il peut même imiter le téléphone. Les *pies-grièches* africaines *Laniarius* sont capables d'apprendre à chanter en duo (couple) ... avec des séquences apprises en commun.

Les pies-grièches grises (*Lanius excubitor*) sont des prédateurs, en hiver elles capturent les petits passereaux en imitant leur cri [17]. Le mâle de l'oiseau-lyre de l'ouest de l'Australie (*Menura novaehollandiae*) est un extraordinaire imitateur, il imite tous les oiseaux des environs, mais aussi les sonneries de portables, les réveils et même le démarrage d'un vélomoteur [18].

Les bélougas seraient aussi capables d'imiter des sons comme des perroquets (alarme d'incendie, cris d'oiseaux, bruits de plongeurs) (Le Monde 12/09/1996) et les dauphins imitent le glou-glou des bulles d'air des plongeurs.

La diversité des modalités d'apprentissage chez les oiseaux est grande. Comment l'expliquer? C'est probablement un système flexible, sensible aux différentes pressions de sélection du milieu. Il doit dépendre de la fonction du chant. Chez les espèces territoriales comme le pinson, le fait d'apprendre le chant des voisins permet d'être connu et de garder son territoire. Chez des espèces sans territoire marqué comme le diamant mandarin, le jeune mâle doit apprendre le chant de son espèce pour trouver des partenaires sexuels. Les oiseaux parasites comme les coucous évidemment ne doivent pas apprendre le chant de leurs parents adoptifs, ils développent le chant de leur espèce même en isolement auditif.

Chez les mammifères, l'apprentissage vocal est connu chez certains cétacés comme le cachalot avec formation de dialectes [19, 20], les phoques, les chauve-souris et bien sûr chez l'homme. Chez la baleine à bosse, on a observé sur les côtes d'Australie en 1995-96 l'apparition de nouveaux chants d'amour qui se sont répandus très vite (en 2 ans) dans la population. C'est un cas unique où de changement rapide de chant de toute une population à partir de quelques immigrants [21, 22].

Conclusions sur le chapitre

Comment les comportements sont-ils aussi bien adaptés aux conditions environnementale ?

On pense à l'heure actuelle que les informations fournies par les gènes interagissent avec celles de l'environnement physique et social. L'animal n'est pas une table rase, il est toujours confronté à une situation avec un passé. L'apprentissage ou modification de la réponse à une situation nouvelle est une forme de développement ; elle se réalise cependant selon des contraintes plus ou moins fortes qui marquent les limites du possible.

Glossaire

Inné : un trait inné est présent à la naissance, il est donc le résultat d'un processus de développement sous le contrôle des gènes, mais en interaction avec l'ambiance embryonnaire (d'après Campan & Scapini).

Instinct : "L'instinct est une capacité innée d'un animal à acquérir un comportement typique de l'espèce dans des conditions appropriées de milieu et notamment au contact de parents et congénères. L'homme n'apprend pas à parler, pas plus que l'oiseau n'apprend à voler. Ce savoir est déposé dans son cerveau avant même sa naissance." J-D Vincent 1996, p. 58

Plasticité : Capacité de modification propre d'un système. Ainsi un génotype peut produire plusieurs phénotypes comportementaux dans des environnements différents, par ajustement structural ou fonctionnel (d'après Campan & Scapini).

Articles

1. Jaisson, P. (1995). Inné / acquis. Le grand débat. Sciences Humaines. N° 54, p. 20-23.
2. Lapidge, K.L, B. OLDRYOD, & M. Spivak (2002). Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees. *Naturwissenschaften*, 89: 565-568.
3. Arnold, Gérard (2003). La loi du père chez les abeilles. *La Recherche*. N° 363, p. 48-52.
4. Whitfield, C.W., A.-M. Cziko, & G.E. Robinson (2003). Gene expression profiles in the brain predict behavior in individual honey bees. *Science*, 302: 296-299.
5. Whitfield, John (2003). Bee' genes match their jobs. *Nature update*, 10 octobre.
6. Berthold, P. (1991). Genetic control of migratory behaviour in birds. *TREE*, 6: 254-257.
7. Vincent, Catherine (2003). L'oise cendré : " Je suis ici, où es-tu ? ". *Le Monde*, 5-6 janvier.
8. Braudeau, Michel (2000). Eloge du gnou. *Le Monde*, 6 juillet, p. 13.
9. Bensimon, Corinne (2002). Des filles bien nez. *Libération*, 25 janvier, p. 21.
10. Benkimoun, Paul (2002). L'héritage génétique paternel détermine l'attrait des femmes pour l'odeur masculine. *Le Monde*, 24 janvier.
11. (2003). Les oiseaux ont-ils un accent régional ? *Ca m'Intéresse*. N° 271, p. 48.
12. Wright, T.F. & G.S. Wilkinson (2000). Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings Royal Society London, Biological Sciences*, 268: 609-616.
13. Brainard, M.S. & A.J. Doupe (2002). What songbirds teach us about learning. *Nature*, 417: 351-358.

14. Clayton, Nicola S. (1991). L'apprentissage du chant chez les oiseaux. *La Recherche*. N° 231, p. 465-472.
15. Gould, J. & P. Marler (1987). L'apprentissage instinctif. *Pour la Science*. N° mars 1987, p. 36-47.
16. Vincent, Catherine (2003). L'étourneau sansonnet, virtuose de la sémantique. *Le Monde*, 17 juin, p. 26.
17. Perrin, C. (1997). Chant meurtrier. Une pie-grièche attire ses proies en imitant leur chant. *Pour la Science*. N° 240 (octobre), p. 37.
18. (2001). Bi-bip. *Pour la Science*. N° 286, p. 13.
19. Vieillard, Jacques (2002). Les dialectes de la baleine à bosse. *Sciences et Avenir*. N° Hors série n° 131, p. 56-61.
20. Rendell, L.E. & H. Whitehead (2003). Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings Royal Society London, Biological Sciences*, 270: 225-231.
21. Noad, M.J. & et al (2000). Cultural revolution in whale songs. *Nature*, 408: 537.
22. Ratel, Hervé (2002). La révolution en chansons. *Sciences et Avenir*. N°, p. 68-70.
23. Vincent, Catherine (2003). Boris Cyrulnik, reconstruteur de l'enfance brisée. *Le Monde*, 2-3 février, p. 16.