

# COMPORTEMENTS D'AGRESSION CHEZ LES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS, NOTAMMENT CHEZ LE CHIEN DOMESTIQUE (*CANIS FAMILIARIS*)

## *AGGRESSIVE BEHAVIOURS IN HIGHER VERTEBRATES, PARTICULARLY IN THE DOMESTIC DOGS (CANIS FAMILIARIS)*

Par Bertrand L. DEPUTTE<sup>(1)</sup>  
(communication présentée le 24 mai 2007)

### RÉSUMÉ

À la différence de comportements cycliques comme les comportements alimentaire et reproducteur, les comportements d'agression sont essentiellement de nature réactionnelle et relationnelle. Ils ont pour fonction la mise à distance ou le maintien d'une distance entre des individus appartenant ou non à la même espèce. Ils se manifestent par des signaux de communication permettant de moduler l'expression de la motivation agressive en fonction de la réponse du protagoniste. Chez les espèces sociales qui forment des groupes permanents et cohérents, les comportements d'agression sont susceptibles de mettre en danger cette cohésion. Différents mécanismes régulateurs se sont installés au cours de l'évolution. Il s'agit d'une part, d'une gradation des manifestations agressives, permettant de moduler leur intensité en fonction de la motivation de l'individu et de la réponse du partenaire, et d'autre part, de la mise en place de comportements de soumission qui, contrairement aux comportements d'évitement et de fuite, permettent de répondre de manière adaptée aux comportements agressifs d'un congénère, tout en se maintenant à proximité. Ces deux mécanismes permettent de réduire les effets négatifs de l'agression sur la cohésion des groupes. Chez les carnivores comme le chien, *Canis familiaris*, il faut distinguer l'agression et la prédation, ces deux comportements ayant une fonction opposée : mise à distance d'une part et capture d'autre part. D'autres arguments en relation avec les signaux émis, la présence ou l'absence d'une phase appétitive, et avec les structures cérébrales impliquées, viennent conforter la nécessité de cette distinction. Dans le contexte de la relation interspécifique homme-chien, fait exceptionnel dans le règne animal, les comportements d'agression du chien doivent être encore plus étroitement canalisés que dans un contexte social intraspécifique. La prise en compte des caractéristiques émotionnelles individuelles du chien et de certains traits héréditaires au cours de la sélection des races devrait permettre d'en limiter l'expression et les effets délétères.

**Mots-clés :** chien, *Canis familiaris*, comportement d'agression, interactions sociales, relations sociales, communication, prédation, relation interspécifique homme-chien, différences interindividuelles, pathologie du comportement.

(1) Professeur d'Éthologie, École Nationale Vétérinaire d'Alfort, 7 avenue du Général de Gaulle, 94704 MAISONS-ALFORT CEDEX

## SUMMARY

*Unlike rhythmic activities such as feeding and reproduction, aggressive behaviour is triggered mainly by external stimuli and relational factors. The function of aggressive behaviour is to increase or maintain a certain distance between individuals, whether they belong to the same species or not. However, in social species forming permanent cohesive groups, aggressive behaviour may jeopardise this cohesion. Various regulatory mechanisms appeared during evolution: on the one hand, a gradation of the intensity of aggressive expression based on the animal's motivation and on the protagonist's response, and on the other hand, the development of submissive behaviour which, unlike avoidance and flight, provides an adapted response to aggression while staying close by. Both mechanisms reduce the negative effects of aggression on the group's cohesion. In carnivores such as *Canis familiaris*, a distinction should be made between aggression and predation, as they have opposite functions, i.e. maintaining distance or capturing, respectively. This distinction is corroborated by other parameters, such as the nature of the signals displayed, the presence or absence of an appetitive phase, and the cerebral structures involved. Given the unique interspecies relationship existing between man and dog, canine aggressive behaviour must be controlled with greater care than if it was directed solely at fellow members of the same species. To limit the expression and adverse effects of aggressive behaviour, the dog's individual emotional characteristics and some selected genetic traits must be taken into account.*

**Key words:** dog, *Canis familiaris*, aggressive behaviour, intraspecies interactions, social relationships, communication, predation, man-dog relationship, individual differences, behavioural disorder.

## INTRODUCTION

Au cours de sa vie, un animal, qu'il appartienne ou non à une espèce sociale, est amené à rechercher sa nourriture et à interagir avec d'autres animaux, conspécifiques ou non, pour accomplir d'autres fonctions biologiques essentielles. Certains comportements correspondant à des motivations biologiques fondamentales sont de nature cyclique, que leur rythme soit ultradien, circadien ou saisonnier (Craig 1918; Marler & Hamilton 1966). C'est le cas du comportement alimentaire et du comportement reproducteur. Dans l'accomplissement de ces comportements, on reconnaît trois phases successives : la phase appétitive, au cours de laquelle des informations internes vont conduire l'animal à rechercher, dans son environnement, les stimuli nécessaires à la réalisation du comportement, la phase de consommation et la phase de satiété au cours de laquelle les stimuli internes sont inhibés par rétroaction de la consommation. Par rapport au comportement alimentaire, le comportement reproducteur présente une complexité additionnelle dans la mesure où l'accouplement implique la recherche d'un partenaire sexuel, d'une part et un dialogue entre les deux protagonistes pour s'assurer de l'adéquation de leur état de réceptivité, d'autre part. Chez beaucoup d'espèces, l'accouplement ne peut intervenir qu'après l'échange parfois complexe de signaux de communication, dont certains ont pour fonction d'inhiber les comportements d'hostilité ou d'attaque, qui sont la règle lors de la rencontre entre deux congénères de ces espèces, en dehors des saisons de reproduction (Hinde 1966; Lorenz 1969; Manning 1972).

Il faut donc remarquer qu'au cours de l'évolution, quelles que puissent être leurs conséquences, ces manifestations d'hostilité, les comportements d'agression, dont la fonction consiste en la

mise à distance d'un congénère ou le maintien d'une distance entre les congénères, ont été conservés. Lorsque le rapprochement des individus était nécessaire, des mécanismes inhibiteurs de ces comportements plutôt que leur contre-sélection ont été mis en place. Contrairement aux comportements cycliques, ces comportements d'attaque et d'hostilité sont aperiodiques et essentiellement réactionnels (Craig 1918, Marler & Hamilton 1966). Ils sont manifestés lors des rencontres intraspécifiques qui interviennent plus ou moins aléatoirement au cours des déplacements des animaux et conduisent à la distanciation des protagonistes (Lorenz 1969). De par leur nature réactionnelle, Craig (1918) les considérait comme des comportements d'« aversion » et non comme des comportements « appétitifs » : les animaux ne se rechercheraient pas pour se combattre (Craig 1928). Ces comportements sont également manifestés dans des contextes interspécifiques, notamment en présence d'un prédateur potentiel. Ils participent alors de ce que Cannon (1929) a décrit comme l'ensemble des réactions au stress, sous la formule « Fight or Flight ». Bien que cette formule soit éthologiquement inexacte, elle stigmatise le fait que, dans certaines conditions, un animal peut attaquer ou du moins faire face sans fuir, à une source de danger.

LES COMPORTEMENTS D'AGRESSION  
DANS UN CONTEXTE INTRASPÉCIFIQUE

## Contexte intraspécifique général

Les interactions intraspécifiques se déroulent à des endroits particuliers du domaine vital d'un animal et/ou à des moments aléatoires de son cycle d'activités journalier et/ou saisonnier. Face à un intrus conspécifique, l'individu manifeste des comporte-

ments dont la fonction est de le mettre en fuite (Bernstein & Gordon, 1974). Les comportements d'agression s'inscrivent donc fondamentalement dans une relation triangulaire, l'individu, le protagoniste, et la « ressource » (figure 1). Ils se différencient en cela de comportements comme le comportement alimentaire qui ne fait intervenir, chez les espèces non sociales, qu'une rela-

tion binaire univoque (figure 1). La « ressource » qui est à l'origine du déclenchement d'une réaction agressive peut être d'ordre alimentaire, spatial (la compétition pour un site de sommeil ou de nidification), ou sexuel. Les comportements d'agression peuvent être qualifiés de « comportements d'agression relationnelle ».

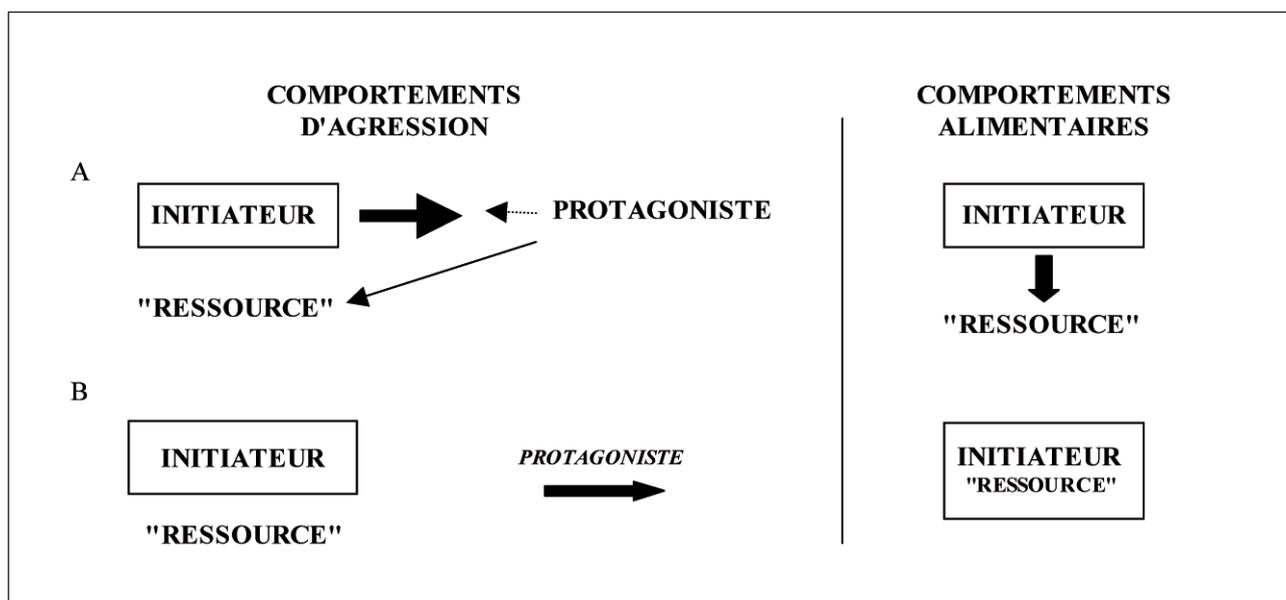


Figure 1 : Particularités relationnelles des comportements d'agression par rapport aux comportements alimentaires.

A- Les comportements d'agression relèvent d'une triangulation entre l'« initiateur » et la ressource qu'il protège (lui-même ou sa descendance par exemple) et un conspécifique-protagoniste. Ce dernier met en danger la ressource défendue, voire l'initiateur lui-même. Les comportements alimentaires s'inscrivent, quant à eux, dans une relation univoque, « initiateur » -ressource.

B- L'issue des deux catégories de comportements diffère fondamentalement. La manifestation des comportements d'agression a pour fonction de dissuader le protagoniste, i.e. le maintenir à distance et/ou de le mettre en fuite. L'« initiateur » conserve la ressource qu'il protégeait, et s'est lui-même protégé. Les comportements alimentaires conduisent l'initiateur à ingérer la ressource, d'origine végétale ou animale. La manifestation des comportements d'agression est déclenchée par la présence du protagoniste, celle des comportements alimentaires, essentiellement initialement, par des informations physiologiques internes.

La motivation agressive, au sein d'une même espèce, a la particularité de pouvoir être véhiculée par une grande variété de signaux de communication permettant de moduler l'expression de cette motivation en fonction de la réponse du congénère. Très généralement, les comportements d'agression dans ce contexte ne conduisent pas à un combat physique, l'intrus pouvant être mis en fuite dès les premières expressions de la motivation agressive du congénère. Ces expressions mettent souvent en jeu le système sympathique et la pilo-érection des mammifères ou le gonflement des plumes des oiseaux, notamment, font paraître l'individu plus volumineux qu'il n'est dans les conditions normales. Les premières manifestations de la motivation agressive, ces « displays », correspondent à une intimidation (« bluff ») permettant de totalement éviter ou de retarder le combat physique. Elles peuvent comporter des « mouvements d'intention » (« ritualization » Tinbergen 1952) et dans ce cas, des mouvements d'attaque incomplets sont susceptibles, à eux seuls, de mettre l'intrus à distance. Les comportements d'agression permettent une gradation complète de signaux souvent émis séquentiellement et s'ajustant à la réponse du partenaire. Cette

séquence graduée peut débiter par une simple fixation du regard associée à une posture raidie, tendue vers le protagoniste, et se développer jusqu'à une attaque pouvant se transformer en combat en fonction de la réponse de ce dernier. Ces éléments sont communs à une grande variété, si ce n'est la totalité, des vertébrés supérieurs (oiseaux et mammifères). Entre ces deux signaux extrêmes de la séquence décrite précédemment, un individu peut, après avoir fixé son regard et être totalement orienté vers le congénère, manifester d'autres mimiques spécifiques, telle que la menace bouche ouverte comme chez certaines espèces de primates, ou une posture particulière de l'encolure, associée à une orientation des oreilles vers l'arrière, chez les chevaux. Cette richesse de l'expression d'une motivation d'hostilité est liée au fait que ces interactions se déroulent, alors que les protagonistes sont à courte distance l'un de l'autre (Marler 1968) et que les signaux sont adressés à un individu en particulier. Cette caractéristique conduit à ce que ce soit la zone orale, bouche ou bec, qui soit orientée en direction du partenaire. S'il a lieu, le premier contact sera une morsure ou un coup de bec. Il faut noter que ce sont les mêmes organes qui sont impliqués

dans le comportement alimentaire, quel que soit le régime de l'espèce, végétarien ou carnivore.

La séquence que peut constituer l'enchaînement de ces signaux d'agression au cours d'une interaction, est essentiellement dépendante des comportements du protagoniste; les signaux cessent d'être émis dès que le protagoniste fuit ou se retire. Toutefois, cette fuite ou cet évitement peut ne pas mettre fin à la motivation agressive, l'individu agresseur pouvant alors se jeter sur le protagoniste et le poursuivre, si ce dernier fuit.

Le déclenchement des agressions intraspécifiques est souvent sous dépendance hormonale. La testostérone conduit à abaisser, notamment de manière saisonnière, le seuil d'intolérance intraspécifique des mâles. Les combats auxquels se livrent ces derniers pour la conquête de femelles sont souvent des combats « ritualisés » qui, quel que soit leur caractère parfois très spectaculaire, conduisent rarement à la mort d'un de deux protagonistes mais plus généralement à sa fuite et souvent à son exclusion de la reproduction au sein d'une population. Pour les femelles qui sont souvent seules investies dans les comportements parentaux, la défense de leur descendance dans la période proche qui suit la parturition, est la cause de manifestations de comportement d'agression. Ceux-ci ont pour fonction d'éloigner le danger potentiel que peut représenter, pour les jeunes, un intrus conspécifique ou non.

### Les comportements d'agression dans un contexte social

La particularité des espèces sociales est que leurs individus forment des groupes permanents composés de plusieurs générations. Au sein de ces groupes d'individus de la même espèce, les interactions dyadiques sont récurrentes et quotidiennes. Elles conduisent à l'établissement de relations dont les réseaux, plus ou moins complexes, déterminent une « organisation sociale » du groupe (voir Hinde 1976, chez les primates). Les conflits, néanmoins observés au sein de ces groupes, ont en partie les mêmes causes que ceux observés chez les espèces non sociales. Il s'y ajoute des conflits inhérents à l'organisation même du groupe et à l'histoire relationnelle des individus qui le constituent.

Le paradoxe de ces groupements permanents est qu'ils se perpétuent dans le temps malgré l'existence de conflits (Mason 1976). Ceux-ci devraient conduire à l'éclatement de ces groupes dans la mesure où tout comportement agressif, d'attaque, entraîne la distanciation des deux protagonistes. Pour expliquer le maintien de la cohésion en dépit des conflits, il faut postuler l'existence de mécanismes de régulation qui soient susceptibles de réduire la fréquence des conflits et/ou d'en réduire les effets négatifs sur la cohésion et l'existence même des groupes sociaux. Ces mécanismes sont à rechercher dans la nature même

de la relation sociale, d'une part et des comportements de communication qui la sous-tend, d'autre part.

La cohésion des groupes résulte d'une part dans une « interattraction », trait étant apparu au cours de l'évolution chez certaines espèces (revue dans Deputte 2000) et d'autre part, dans le fait qu'un jeune d'une espèce sociale va se développer au sein d'un groupe déjà organisé. Au cours du processus de « socialisation », il développera ses comportements spécifiques par le biais d'interactions avec ses congénères. Pour un chiot, les premières interactions se dérouleront avec la mère et les autres membres de la portée (Scott & Fuller, 1965). Ultérieurement, elles pourront incorporer d'autres adultes et les membres d'autres fratries. L'expression de ces comportements, toujours au cours d'interactions au sein du groupe avec des partenaires d'âge et de sexe variés, conduira à la création d'un réseau individuel de relations (Deputte 2000).

Toute relation sociale présente deux composantes : l'une, positive, conduit au rapprochement des individus ou au maintien d'un contact ou d'une proximité, l'autre, négative, conduit à la distanciation des individus et résulte de l'expression de comportements d'agression. C'est l'équilibre entre ces deux composantes qui détermine la nature de toute relation dyadique (Deputte 2000).

Si la composante positive ne représente qu'une seule catégorie de comportements plus ou moins variés, selon les espèces, la composante négative repose sur deux catégories de comportements, les comportements d'agression et les comportements de fuite, d'évitement ou de soumission. Ces deux catégories complémentaires sont regroupées sous le nom de comportements « agonistiques »<sup>(2)</sup>. Ce qui caractérise les espèces sociales est l'existence de ces comportements de soumission qui inhibent ou réduisent l'éloignement entre les individus. Ils s'expriment soit par des signaux que Chance (1962) a définis comme des « cut-off signals » ou « signaux d'interruption », soit par des comportements spécifiques de soumission. Les « signaux d'interruption » reposent sur le même principe, qu'ils soient exprimés par des espèces sociales ou non sociales. Le regard, la face et/ou l'ensemble de la posture sont détournés de leur direction vers le protagoniste. L'expression même de l'agression, orientation vers l'adversaire et préparation à l'attaque, se trouve donc éliminée, abaissant ainsi la probabilité de la poursuite du conflit.

Ces « signaux d'interruption » sont communs à toutes les espèces sociales ou non sociales. Chez les espèces non sociales, ils sont exprimés notamment dans les comportements de cour dont la finalité est le rapprochement des individus dans un contexte potentiellement agressif. Les comportements spécifiques de soumission ont été ritualisés au cours de l'évolution à partir soit de comportements infantiles, soit de comportements sexuels. Darwin (1872-1998), dans sa théorie de l'« antithèse »,

(2) Ce terme reprend celui d'« agonistic behaviours » des anglo-saxons

avait souligné le caractère opposé des postures d'agression et de celles de soumission, en l'illustrant chez le chien. Comme chez les primates notamment, les postures de soumission, chez le chien, sont dérivées de postures infantiles. Leur expression en préalable à certaines interactions avec des individus particuliers ou en réponse aux manifestations d'agression initiales, les moins intenses, permet le maintien d'une proximité entre les deux protagonistes, tout en respectant le fait que l'un des partenaires a exprimé sa motivation à mettre à distance son conspécifique. Chez de nombreuses espèces sociales de vertébrés supérieurs, il a été observé que pour chaque dyade du groupe, l'un des individus exprimait toujours des comportements de soumission ou d'évitement vis-à-vis de son partenaire une fois qu'à la suite d'un conflit, ce dernier avait pu être considéré comme le « vainqueur » de ce conflit. La composante négative de la relation devenait alors prédictible et asymétrique, l'un des partenaires exprimant ou non des comportements d'agression, l'autre toujours des comportements de soumission ou d'évitement. Cette composante de la relation sociale a alors été qualifiée de « relation de dominance/subordination ».

Il faut souligner que si chez certaines espèces, ou chez certaines dyades au sein de groupes d'une même espèce, cette composante de la relation constitue la totalité de la relation sociale dyadique, dans la plupart des cas, cette « relation de dominance/subordination » ne représente qu'une composante de la relation sociale.

Rowell (1974) a fait remarquer que cette composante de dominance/subordination peut se mettre en place en l'absence de conflit. Dans ce cas, un individu, percevant des attributs chez son partenaire [morphologiques (taille, caractères sexuels secondaires, autres), comportementaux, relationnels, ...], l'évite constamment, d'autant plus que leur rencontre a pu avoir lieu à proximité d'une « ressource » à partager. Cette relation de « subordination » est le résultat de ce que Bekoff (1981) a décrit sous le nom d'« assessment », c'est-à-dire d'évaluation, par un des partenaires, de caractéristiques individuelles et relationnelles d'autres partenaires. Cette évaluation permet à un individu d'apprendre quelle probabilité il peut avoir, dans un contexte donné, de s'approprier une ressource également convoitée par un partenaire donné (Deputte 1986). Chez les bovins, cette évaluation est extrêmement rapide et s'opère lors de la première heure après la constitution d'un groupe (Bouissou 1974). Chez les coyotes, les individus ne s'engagent dans l'escalade de conflits que lorsque leurs adversaires possèdent des attributs peu différents des leurs (Bekoff 1981). Aucune étude semblable n'a été menée chez le chien. Les comportements d'évitement participent du mécanisme visant à réduire l'effet négatif de l'expression d'agression au sein des groupes (Bernstein & Ehardt 1985). De plus, les poursuites ou les menaces, les plus communes des manifestations agressives, ne conduisent à aucun contact physique (Bernstein & Ehardt 1985). Ici encore, à ma connaissance, aucune étude de ce type n'est disponible chez le chien.

Comme il a été mentionné précédemment, chez les espèces sociales, la gradation des manifestations agressives, et celle des manifestations d'évitement ou de soumission, permet une canalisation de l'agression vers des formes d'interactions évi-

tant ou réduisant la survenue de combats conduisant à des blessures (Bernstein & Ehardt 1985). Par cette canalisation, les comportements d'agression manifestés au sein de groupes sociaux organisés ne conduisent pas à l'éclatement du groupe mais à un simple réajustement des proximités et des distances entre les individus dans un contexte de cohésion sociale. Ce fonctionnement des groupes sociaux organisés est fondé sur une communication dont les signaux, étant spécifiques, sont partagés par tous les individus, en termes de modulation de l'expression ou de compréhension (Marler 1968). La récurrence journalière des interactions conduit à une augmentation considérable de l'efficacité de la communication par le biais d'apprentissages associatifs. De ce fait, la richesse de la communication au sein de groupes sociaux va bien au-delà du simple échange des signaux spécifiques (Deputte & Vauclair 1998). Bernstein & Ehardt (1985) soulignent que ces mécanismes de canalisation conduisent au contrôle de l'expression et non de son élimination. Cette réflexion concernant des espèces sociales prolonge celle faite précédemment pour les espèces non sociales.

En fonction de caractéristiques individuelles, génétiques et/ou ontogéniques, de facteurs liés à la motivation ou à la situation, le seuil de déclenchement des comportements d'agression peut varier considérablement. Ce seuil de déclenchement constitue l'agressivité. Un seuil élevé sera le fait d'un individu qui ne revendique pas les « ressources » défendues par d'autres partenaires. L'organisation d'un groupe social dans lequel le seuil d'agressivité serait élevé chez l'ensemble des membres du groupe, serait de type « pacifique ». En revanche, un seuil bas d'agressivité, comme on peut l'observer chez certaines espèces comme les macaques rhésus, devrait donner lieu à une organisation très hiérarchique dans laquelle les relations de dominance/subordination seraient particulièrement importantes et représenteraient l'essentiel de la relation sociale.

## LES COMPORTEMENTS D'AGRESSION DANS UN CONTEXTE INTER-SPÉCIFIQUE

Au cours de ses activités journalières, un individu peut aussi être confronté à des individus d'autres espèces qui peuvent soit être des prédateurs soit simplement poser un danger pour l'individu lui-même ou pour sa descendance. Dans ces circonstances, cet individu peut manifester les mêmes comportements d'intimidation, voire d'attaque, que ceux qu'il adresse à des conspécifiques. Leur fonction est ici aussi de mettre à distance la source de danger. La différence réside dans le fait que, notamment lorsqu'il s'agit de la protection de la descendance, ces comportements d'agression peuvent être dirigés vers des adversaires beaucoup plus importants que le sujet lui-même. Il est évident que dans ce cas, aucun processus d'évaluation n'est mis en jeu.

La nature des signaux agressifs, « bluff » dissuasif, et mouvements d'intention d'attaque peu équivoques, sont largement partagés et donc compris par les différentes espèces. Ces signaux d'agression sont donc aussi efficaces dans un contexte interspécifique sans toutefois pouvoir conduire à la même finesse d'ajustement que dans un contexte social, notamment.

### La différence fondamentale entre agression et prédation

La prédation représente un cas particulier d'interaction interspécifique qui comprend de la part du prédateur, notamment terrestre, des comportements d'attaque qui, sur le plan des patterns moteurs, sont peu différents des comportements d'agression intraspécifiques. Toutefois de nombreux arguments permettent de différencier fondamentalement l'agression de la prédation (Manning 1972).

- 1- Comme il a été mentionné plus haut, les comportements d'agression intra- et interspécifiques sont fondamentalement relationnels et correspondent à une triangulation entre l'individu, un adversaire et une « ressource » (figure 1). Les comportements de prédation, quant à eux, sous une motivation alimentaire, n'impliquent qu'un individu et la proie-« ressource » (figure 1).
- 2- Les fonctions de ces deux catégories de comportement sont fondamentalement différentes: dans le cas des comportements d'agression, il s'agit de la mise à distance d'un adversaire conspécifique ou non et de la protection ou conservation de la « ressource » (même alimentaire). Dans le cas de la prédation, il s'agit de la capture, donc d'une réduction maximale de la distance interindividuelle, puis de l'ingestion de la proie.
- 3- Nous avons souligné le caractère gradué des comportements d'agression, dominés par des mouvements d'intention d'attaque ou de simples signaux de communication. Rien de tel ne s'observe pour les comportements de prédation où le « dialogue » prédateur-proie ne s'arrête pas à la mise à distance de la proie. Cette dernière en fait stimule et accroît la motivation alimentaire, conduisant le prédateur à mettre en œuvre différentes stratégies pour capturer la proie. De plus, si les comportements d'agression comportent un caractère

important d'intimidation, de nombreuses stratégies de prédateurs consistent en une approche, ou en une attente, la plus discrète possible. Dans le cas de la prédation, l'attaque représente l'élément terminal de la séquence, précédée par tous les comportements d'approche ou d'affût. Dans le cas de l'agression, l'attaque, ou beaucoup plus généralement la manifestation de son imminence, représente l'élément initial d'une séquence qui se termine par la disparition du stimulus qui l'a déclenchée.

- 4- Dans le cas des comportements d'agression, on a souligné que la gradation des signaux consistait en une accumulation de signaux, appartenant notamment à différentes modalités sensori-motrices. La fonction est de rendre la motivation à mettre à distance de moins en moins équivoque, comme dans tout processus de communication. Dans le cas de la prédation, moins le prédateur n'envoie d'indices et d'informations à la proie sur sa motivation ou sur sa présence même, plus grande est la probabilité que la phase appétitive conduise à une phase consommatoire et à une satiété.
- 5- Le dernier argument est d'ordre neurophysiologique. Plusieurs auteurs, par des études lésionnelles complétées par des stimulations intracérébrales, chez des rats ou des chats, ont déterminé les circuits et les aires cérébrales impliqués dans les comportements d'agression, regroupant des comportements « offensifs » et « défensifs » et les comportements de prédation (Adams 1979; 1986, Siegel *et al.* 1999, Gregg & Siegel, 2001) (figure 2). Ces circuits diffèrent fondamentalement: les comportements de prédation sont essentiellement sous la dépendance de l'hypothalamus latéral et ceux d'agression, sous la dépendance de l'amygdale en relation avec l'hypothalamus médian (Gregg & Siegel, 2001). L'implication de l'amygdale souligne bien le caractère fondamentalement relationnel de l'agression.

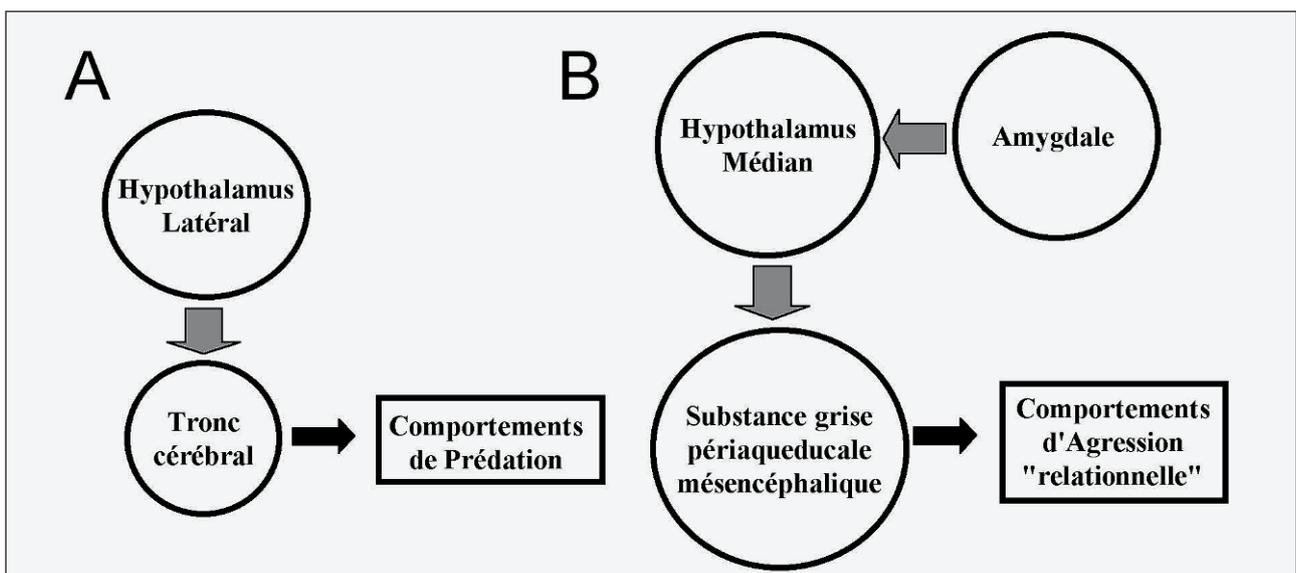


Figure 2: Structures cérébrales dont la stimulation, chez le chat, provoque l'apparition de comportements de prédation (A) ou d'attaque face à un danger potentiel (B). (D'après Gregg & Siegel, 2001).

En conclusion, le terme « agression de prédation » que l'on peut lire ici et là, peut être considéré comme fondamentalement inadéquat. Aggression ne peut être pris comme simple synonyme d'attaque. Une attaque peut être sous-tendue par des motivations opposées telles que l'agression, conduisant à une mise à distance, et la faim-prédation, attaque prédatrice, conduisant à un contact.

## LES COMPORTEMENTS D'AGRESSION CHEZ LE CHIEN

### Dans un contexte social

Il existe un consensus pour affirmer, sur les bases de données anatomo-morphologiques et moléculaires, que le chien domestique, *Canis familiaris*, a pour origine le loup, *Canis lupus* (revue dans Giffroy 2008). Ce dernier est un canidé social. Quel que soit le scénario que l'on choisisse pour décrire cette spéciation, il est très probable que le chien a conservé le trait social de l'espèce « mère ». Toutefois, les rares études disponibles sur la socialité des chiens « sauvages » font état d'une très grande plasticité dans l'expression de cette socialité, en relation notamment avec des facteurs écologiques (Boitani *et al.* 1995 ; MacDonald & Carr, 1995). Cette plasticité sociale pourrait être une conséquence du scénario de spéciation du chien proposé par Coppinger et Coppinger (2001). Ces auteurs font l'hypothèse que cette spéciation serait le résultat d'un processus de sélection naturelle : quelques populations de loups auraient progressivement colonisé la niche écologique de groupes d'*Homo sapiens*, sédentarisés ; la colonisation s'accompagnerait de deux phénomènes, une réduction de la distance de fuite impliquant que des loups auraient acquis la capacité à observer les comportements des humains pour s'y ajuster et ainsi profiter d'une partie de leurs ressources ; le régime alimentaire du chien serait devenu très flexible, de prédateur strict à charognard strict. Toutes ces adaptations auraient donné un avantage reproductif à ces populations de loups tel que l'espèce *Canis familiaris* aurait émergée à partir de l'espèce mère, *Canis lupus*. À l'heure actuelle, la grande majorité des chiens vivent de manière commensale avec l'homme, semblant confirmer le scénario proposé par Coppinger et Coppinger (2001). La plasticité initiale postulée par ce scénario de sélection naturelle aurait été conservée comme un trait spécifique du chien, par rapport au loup. De fait, on observe à l'heure actuelle, que les chiens vivent une grande variété de conditions écologiques, constituant un gradient de totalement indépendantes à totalement dépendantes de l'homme. Mais cette situation de commensalisme du chien a conduit, ultérieurement, les humains à faire subir à cette espèce une sélection artificielle visant à créer des phénotypes destinés à remplir des fonctions particulières auprès des *Homo sapiens*. Bradshaw & Nott (1995) considèrent que cette sélection artificielle aurait probablement accru la variabilité des organisations sociales des groupes de chiens. En l'absence d'un nombre suffisant d'études portant spécifiquement sur la socialité du chien, ils regrettent d'être contraints à ne pouvoir qu'émettre des hypothèses. Les études de terrain actuellement disponibles, du fait

de la difficulté d'observer les chiens dans des conditions écologiques exigeantes ne peuvent apporter les données dont on a besoin pour documenter la socialité du chien. Les chiens de compagnie sont souvent quasi totalement isolés de leurs congénères. De plus, lorsque les humains constituent des groupes de chiens, ils déterminent et contrôlent totalement les structures de ces groupes (Bradshaw & Nott, 1995). Cette situation contraste totalement avec celle des groupes « naturels » dont la dynamique est dépendante des naissances, des immigrations, des morts et des émigrations. Dans cette situation, les jeunes se développent au sein de ces groupes, pouvant interagir avec des adultes variés des deux sexes et avec non seulement leurs frères et sœurs, mais aussi les jeunes des autres portées. Les quelques travaux sur les organisations sociales de groupes de chiens et les observations informelles dans des groupes même artificiels laissent à penser que comme les autres espèces sociales de vertébrés supérieurs, les chiens établissent entre eux des relations sociales incluant la composante de « dominance/subordination » telle que décrites plus haut (Scott & Fuller, 1965 ; Bradshaw & Nott, 1995).

On peut émettre l'hypothèse que les chiens au cours de leur développement ou de la construction de leurs relations sociales, voire aussi interspécifiques, avec l'homme, effectuent des évaluations telles que celles postulées par Bekoff (1981). Celles-ci portent vraisemblablement sur les mêmes attributs individuels possédés par un partenaire que ceux décrits chez les autres espèces (taille, poids, comportements...).

### Dans le contexte d'une relation interspécifique particulière : la relation Homme-Chien

La relation Homme-Chien est un cas unique dans les situations de sympatrie et d'association entre deux espèces différentes. Ce caractère singulier provient d'une part de l'évolution du chien et de son statut de commensal de l'homme (cf. supra le scénario de Coppinger & Coppinger, 2001) et d'autre part, de la capacité du chien à s'adapter à vivre très précocement avec des individus d'une autre espèce et à construire avec eux de véritables relations. En ce qui concerne le chien de compagnie, notamment, son développement commence dans un contexte social, donc intraspécifique, et se termine dans un contexte interspécifique où il doit apprendre les réponses « relationnelles » d'une autre espèce sociale, au cours d'un minimum d'interactions du type de celles vécues jusque-là dans le contexte social. Cet apprentissage est facilité par des capacités d'attention pour certains gestes humains, notamment les pointers du doigt, inscrites au cours de l'évolution dans le patrimoine génétique du chien (Hare *et al.* 2002).

Il reste toutefois que le chien, dans cette condition écologique particulière, conserve ses traits spécifiques de carnivore/prédateur social.

Dans le cas de chiens de compagnie, deux espèces sociales, ayant chacune des spécificités dans leurs modes de communication et dans leurs capacités cognitives, sont mises en présence de

manière permanente. Les individus *Canis familiaris*, sont très généralement isolés de leurs conspécifiques ou inhibés dans leurs interactions intraspécifiques. Les individus *Homo sapiens* vivent selon leurs adaptations spécifiques en incorporant dans leur milieu un individu d'une autre espèce. L'espèce *Homo sapiens*, quelles que soient les situations, pourvoit l'individu de l'espèce *Canis familiaris* au moins en nourriture, en domaine vital et en potentialités d'interactions, dans un contexte interspécifique.

Comme il a été montré précédemment, l'agression est un comportement adaptatif, qui peut s'exprimer aussi bien dans des contextes intraspécifiques et sociaux que dans des contextes interspécifiques. Dans le cadre de la relation Homme-Chien, malgré le grand nombre d'inhibitions obtenues au cours de la sélection artificielle, notamment en ce qui concerne le comportement de prédation, (Coppinger & Coppinger 2001), les comportements d'agression ont toute la probabilité de continuer à s'exprimer dans le cadre de la protection de l'individu. Cette affirmation est largement vérifiée par les nombreux cas d'agression du chien vers l'homme qui peuvent conduire à des issues dramatiques. S'il est impossible d'éliminer les comportements d'agression, leur canalisation peut être grandement amplifiée (voir précédemment) et leur seuil de déclenchement, l'agressivité, élevé (Roll & Unshlem, 1997).

Du fait de la grande diversité morphologique des races canines et/ou des adaptations comportementales issues de la sélection artificielle, deux points sont importants à considérer : l'influence des caractéristiques individuelles du chien et le caractère héritable de certains traits comportementaux.

Les différences interindividuelles prennent leur origine dans la structure émotionnelle de chaque individu et dans son développement essentiellement interactif. Le concept de tempérament, ou de « personnalité », correspond à cette structure émotionnelle. Le « tempérament » est fondamentalement multidimensionnel et doit être stable, quelle que soit la variété des contextes. L'agressivité, c'est-à-dire un seuil bas de déclenchement des comportements d'agression, peut être soit liée à un certain nombre de traits de tempérament relativement indépendants, soit indépendante des autres traits (Goddard & Beilharz, 1985). Ces auteurs ont montré que l'agressivité était indépendante, notamment, de l'intrépidité (« confiance » – « fearlessness » des auteurs). Svartberg & Forkman (2002) ont soumis plus de 15 000 chiens à 10 tests permettant d'évaluer 33 variables. L'analyse de ces variables leur a permis de mettre en évidence des traits de « personnalité » stables, quelles que soient les situations de tests (telles que « propension à poursuivre », « sociabilité », « propension à jouer »). Elle a aussi permis de montrer que l'agressivité représentait une dimension particulière des caractéristiques individuelles des sujets. Cette agressivité est particulièrement mise en évidence par des tests qui font apparaître soudainement des stimulus représentant des sil-

houettes humaines en grandeur nature. La réaction d'agressivité, probablement liée à une réaction de peur, combine, au-delà de l'effet de surprise, une absence d'évitement et une attaque vers le stimulus.

Comme il a été mentionné précédemment, la composante de « dominance/subordination » d'une relation dyadique se met en place soit par le comportement d'un des partenaires qui s'impose à l'autre qui répond en se soumettant ou en s'éloignant, soit par l'évitement non provoqué de l'un des partenaires. Dans ce cas, il est invoqué un processus d'évaluation. Parmi les attributs évalués, certains peuvent être des traits de caractéristiques individuelles (« tempérament »). Il est alors nécessaire de bien distinguer entre « être dominant » qui fait référence à une propriété relationnelle et être « assertif »<sup>(3)</sup> qui fait référence à un trait de tempérament individuel (van Hooff & Wensing, 1987). La possession de ce dernier trait conduit l'individu à se déplacer ou à approcher les congénères de manière déterminée qui peut conduire un certain nombre de partenaires à lui abandonner une « ressource » sans la contester.

#### Héritabilité de caractères liés au comportement d'agression

Montrer une propension à s'imposer ou à revendiquer<sup>(4)</sup> ou montrer de l'agressivité – seuil bas de déclenchement des comportements d'agression – possède une composante génétique. La première preuve est à rechercher dans l'influence des hormones sexuelles sur l'agressivité et la propension des mâles à s'imposer : les mâles sont plus agressifs que les femelles et plus enclins à provoquer des conflits pour établir une relation de dominance/subordination (Hart 1995).

Les autres preuves résident dans la démonstration de différences raciales dans certains traits de tempérament, comme cela a été montré chez les bovins. Le Neindre *et al.* (1995) ont montré que dans la race limousine, la docilité présente une certaine hérédité, les génisses héritant la docilité de leur père. En ce qui concerne les chiens, les différences liées à la race sont vraisemblablement à mettre en relation avec la sélection artificielle destinée souvent à conserver des traits comportementaux. Certains sont en rapport avec l'impulsivité ou l'intrépidité, traits favorables à la réalisation des fonctions assignées par l'homme aux chiens.

Scott et Fuller (1965) ont été les premiers à effectuer des observations systématiques sur le développement du comportement social de chiens. Leur problématique s'inscrivait dans la perspective d'une interaction entre des facteurs génétiques et des facteurs épigénétiques dans le développement des comportements. En ce qui concerne plus particulièrement le développement ontogénétique des comportements d'agression, ils ont testé 269 chiots appartenant à cinq races pures. Ces tests ont

(3) « assertive » des anglo-saxons que l'on pourrait traduire par « déterminé », « décidé », « résolu », « avoir une propension à s'imposer ».

(4) Cela correspond à des traits de « tempérament » tels que l'intrépidité, l'impulsivité, l'assertivité qui font écho aux termes anglo-saxons de « fearlessness », « impulsivity », « assertiveness »).

été répétés de la cinquième à la 52<sup>e</sup> semaine. Ils consistaient soit en des manipulations par l'expérimentateur (« play-fighting » = jeu de compétition), soit en des tests de dominance dyadique. Pour ces derniers, ils ont placé un os au centre d'une enceinte inconnue de deux chiots, à égale distance de l'un et de l'autre. Le chiot qui s'attribuait l'os était qualifié du « dominant » de la dyade, l'autre de « subordonné ». L'établissement d'une relation de dominance dyadique stable implique que lors de confrontations ultérieures entre ces deux mêmes sujets, le « dominant » pourra s'approprier l'os sans aucune manifestation particulière de sa part et sans contestation de la part du subordonné. La propension à établir des relations de dominance stables varie en fonction des races pures testées (figure 3).

Bien que les basenjis établissent des relations de dominance stable dans 75 % des dyades testées, la fréquence des attaques au sein des dyades continuait de croître ou se maintenait à un niveau élevé.

Ces résultats montrent que, chez le chien, comme chez de nombreuses autres espèces de mammifères sociaux, les comportements d'agression et l'établissement, mais surtout le maintien, des relations de dominance/subordination, ne sont pas nécessairement liés. Ils montrent également une certaine influence génétique sur le seuil d'expression de l'agression. L'analyse des traits de comportements dans 164 races, entreprise par Svartberg et Forkman (2002), a toutefois montré que certains traits de tempérament et l'agressivité pouvaient être mis en évidence, quels que soient la race et les types de chiens. Ils concluent que ces dimensions de « personnalité » sont indépendantes des pressions de sélection artificielle et tradiraient au contraire une spécificité de l'espèce *Canis familiaris*. Toutefois, les grandes dimensions de « tempérament » s'inscrivent dans un continuum « timidité-intrépidité » (« shyness » – « boldness ») mise en évidence chez de nombreuses espèces de vertébrés. Ce continuum rappelle les processus postulés pour expliquer les comportements d'approche et d'évitement dans la théorie développementale proposée par Schneirla (Schneirla 1959). L'étude de Svartberg et Forkman (2002) fait suite à d'autres études portant sur des échantillons plus réduits mais qui, elles, concluent à un support d'héritabilité résultant probablement de la sélection artificielle (Hart 1995). En se fondant sur cette mise en évidence d'une certaine héritabilité, notamment de l'agressivité, Netto et Planta (1997) ont conçu une batterie de tests pour détecter, dans différentes races, des individus mâles et femelles aux tendances agressives, dans le but de les éliminer de la reproduction. Cette batterie comprenait 43 tests visant à déclencher des comportements d'agression. Les résultats de ces tests confirment le caractère multidimensionnel d'un trait de tempérament. Ils confirment aussi une influence génétique sur les tendances agressives.

## CONCLUSION

Dans le contexte de l'évolution, les comportements d'agression visent à augmenter les chances de survie des individus soit en les protégeant directement, soit en favorisant directement et indirectement leur accès à la reproduction.

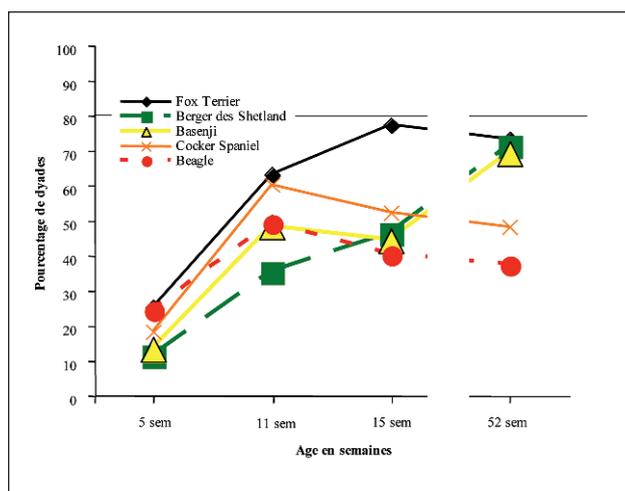


Figure 3: Évolution de la mise en place de relations dyadiques de dominance/subordination au cours de la première année de développement, au sein de portées de 5 races pures de *Canis familiaris*. (D'après Scott & Fuller, 1965).

Tous les éléments présentés dans cette communication ont pour but d'essayer de fournir des éléments de réflexion pour aborder la relation interspécifique Homme-Chien dans son caractère unique.

Malgré le manque regrettable d'informations sur l'immense plasticité apparente de l'espèce *Canis familiaris*, on peut supposer que les chiens communiquent entre eux avec une efficacité liée au passé évolutif de la mise en place de signaux spécifiques de communication. On peut aussi supposer que les relations s'établissent avec une possibilité peu entravée de régulations des proximités et des distances, et de l'expression de tous les comportements spécifiques sous-tendus par les motivations biologiques fondamentales, se nourrir – pour un canidé, aux dépens d'autres espèces – se reproduire et se protéger ou protéger sa descendance.

Ces comportements, parmi lesquels on trouve les comportements d'agression, doivent s'exprimer sous une forme ou sous une autre dans le contexte d'une relation interspécifique. La sélection artificielle menée par l'homme a permis la mise en place relativement stable d'inhibitions, notamment de certains éléments du comportement de prédation, facilitant l'établissement de la relation (relation de dépendance). Le chien reste un INDIVIDU avec ses particularités anatomiques, cognitives, au sens large, et ses motivations. Le respect par l'espèce hôte, *Homo sapiens*, de ces caractéristiques individuelles, raciales et spécifiques, devrait assurer, par une approche individualisée et attentive, une efficacité dans la mise en place et le maintien d'une relation interspécifique harmonieuse. Cette efficacité est attestée par le grand nombre de cas de relations harmonieuses, largement supérieur à celui des cas où des problèmes relationnels apparaissent. Néanmoins, il serait irresponsable de considérer un individu d'une espèce ayant évolué comme commensale de l'homme, autrement que comme un individu ayant ses particularités propres individuelles (e.g. tempérament) et ayant conservé une grande part de son patrimoine génétique de carnivore, aux capacités d'apprentissage et relationnelles spécifiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams, D. B. 1979. Brain mechanisms for offense, defense and submission. *The Behavioral and Brain Sciences* 2: 201 – 241.
- Adams, D. B. 1986. Ventromedial tegmental lesions abolish offense without disturbing predation or defense. *Physiology and Behavior* 38: 165 – 168.
- Bekoff, M. 1981. Development of agonistic behaviour: ethological and ecological aspects. In *Multidisciplinary approaches to aggression research* (eds. P.F. Brain & D. Benton), pp. 161 – 178. Elsevier, North Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- Bernstein, I.S. & Ehardt, C.E. 1985. Intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology* 6: 209 – 226.
- Bernstein, I.S. & Gordon, T.P. 1974. The function of aggression in primate societies. *American Scientist* 62: 304 – 311.
- Boitani, L., Francisci, F., Ciucci, P., Andreoli, G. 1995. Population biology and ecology of feral dogs in central Italy. In *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. (ed. J. Serpell), pp. 217 – 245. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bouissou, M.F. 1974. Établissement des relations de dominance-soumission chez les bovins domestiques. II. Rapidité et mode d'établissement. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* 14: 757 – 768.
- Bradshaw J.W.S. & Nott H.M.R. 1995. Social and communication behaviour of companion dogs. In *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. (ed. J. Serpell), pp. 115 – 130. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Cannon, W.B. 1929. *Bodily changes, in pain, hunger, fear, and rage: an account of recent research into the function of emotional excitement*, 2<sup>nd</sup> edition. Appleton-Century Crofts, New York.
- Chance, M.R.A. 1962. An interpretation of some agonistic postures; the role of « cut-off » acts and postures. *Symp Zool Soc. London* 8: 71 – 89.
- Coppinger, R. & Coppinger, L. 2001. *Dogs: a new understanding of canine origin, behavior, and evolution*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Craig, W. 1918. Appetites and aversions as constituents of instincts. *Biol Bull.* 34: 91 – 107.
- Craig, W. 1928. Why do animals fight? *Int J Ethics* 31: 264 – 278.
- Darwin, C. 1872-1998. *The expression of the emotions in Man and the Animals*, 3<sup>rd</sup> edition. Oxford University Press, New York.
- Deputte, B.L. 2000. Primate socialization revisited: Theoretical and practical issues in social ontogeny. *Advances in the Study of Behavior* 29: 99 – 157.
- Deputte, B.L. & Vauclair, J. 1998. Connaître le monde, connaître les siens : les grands singes (n) ont (pas) la parole. In *Grands singes: la fascination du double*. (ed. S. Bobbé), pp. 12 – 76. Autrement, Paris.
- Deputte, B.L. 1986. « Ontogenèse du cercocèbe à joues blanches (*Lophocebus albigena albigena*) en captivité: développement des comportements de communication et des relations sociales ». Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, Université de Rennes 1. 622p.
- Giffroy, J.M. 2008. Le chien : un loup domestiqué pour communiquer avec l'homme. *Bul Acad Vét. France* 161 (1): 243 – 248.
- Goddard, M.E. & Beilharz, R.G. 1985. Individual variation in agonistic behaviour in dogs. *Anim Behav.* 33: 1338 – 1342.
- Gregg, T.R. & Siegel, A. 2001. Brain structures and neurotransmitters regulating aggression in cats: implications for human aggression. *Prog. Neuro-Psychopharmacol & Biol Psychiat.* 25: 91 – 140.
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., Tomasello, M. 2002. Domestication of social cognition in dogs. *Science* 298: 1634 – 1636
- Hart, B.L. 1995. Analysing breed and gender differences in behaviour. In *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. (ed. J. Serpell), pp. 65 – 77. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hinde, R.A. 1966. *Animal Behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*. McGraw-Hill, London
- Hinde, R.A. 1976. On describing relationships. *J. Child. Psychol. Psychiatr.* 17: 1 – 19
- Hooff, van J.A.R.A.M. & Wensing, J.A.B. 1987. Dominance and its behavioural measures in a captive wolf pack. In *Man and Wolf* (ed. H. Franck), pp. 219 – 251. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Le Neindre, P., Trillat, G., Sapa J., Ménissier, F., Bonnet, J.N., Chupin, J.M. 1995. Individual differences in docility in limousin cattle. *Journal of Animal Science* 73: 1 – 5
- Lorenz, K. 1969. *L'agression: une histoire naturelle du mal*. Flammarion, Paris
- MacDonald, D.W. & Carr, G.M. 1995. Variation in dog society: between resource dispersion and social flux. In *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. (ed. J. Serpell), pp. 200 – 216. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Manning, A. 1972. *An introduction to animal behaviour* 2<sup>nd</sup> ed. Edward Arnold, London.
- Marler, P. & Hamilton, W.D. 1966. *The mechanisms of animal behavior* John Wiley & sons, New York
- Marler, P. 1968. Aggregation and dispersal: two functions in primate communication. In *Primates: studies in adaptation and variability* (ed. P.C. Jay), pp. 420 – 438. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Mason, W.A. 1976. Primate social behavior : patterns and process. In « *Evolution of Brain and behavior in vertebrates* » (R.B. Masterton et al, eds.), Hillsdale, NJ, L Erlbaum. pp.425 – 455
- Netto, W.J. & Planta, D.J.U. 1997. Behavioural testing for aggression in the domestic dog. *Applied Animal Behaviour Science* 52: 243 – 263
- Roll, A. & Unshelm, J. 1997. Aggressive conflicts amongst dogs and factors affecting them. *Applied Animal Behaviour Science* 52: 229 – 242
- Rowell, T.E. 1974. The concept of social dominance. *Behavioral Biology* 11: 131 – 154
- Schneirla, T.C. 1959. An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal. In *Nebraska Symposium on Motivation* (ed. M.R. Jones), pp 1 – 42. University of Nebraska Press, Lincoln.
- Scott, J.P. & Fuller, J.L. 1965. *Genetics and the social behavior of the dog*. University of Chicago Press, Chicago.
- Siegel, A., Roeling, T.A.P., Gregg, T.R., Kruk, M.R. 1999. Neuropharmacology of brain-stimulation-evoked aggression. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23: 359 – 389
- Svartberg, K. & Forkman, B. 2002. Personality traits in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* 79: 133 – 155
- Tinbergen, N. 1952. « Derived » activities; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Q. Rev. Biol.* 27: 1 – 32