Observer le comportement animal dans l'Antiquité – Induction des protocoles à partir des pratiques actuelles en écologie comportementale

Pascaline Le Gouar, Nelly Ménard, Arnaud Zucker

▶ **To cite this version:**

Pascaline Le Gouar, Nelly Ménard, Arnaud Zucker. Observer le comportement animal dans l'Antiquité – Induction des protocoles à partir des pratiques actuelles en écologie comportementale. Anthropozoologica, 2024, in Broseta A., Scaccuto A. & Zucker A. (éds), Observation zoologique, expérience et expérimentation sur l'animal. Antiquité – Moyen Âge., 59 (2), pp.15-27. 10.5252/anthropozoologica2024v59a2 . hal-04473262

HAL Id: hal-04473262

https://univ-rennes.hal.science/hal-04473262

Submitted on 27 Feb 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

anthropozoologica

2024 • 59 • 2

OBSERVATION ZOOLOGIQUE, EXPÉRIENCE ET EXPÉRIMENTATION SUR L'ANIMAL. ANTIQUITÉ – MOYEN ÂGE

Édité par Anaelle BROSETA, Alessandra SCACCUTO & Arnaud ZUCKER

Observer le comportement animal dans l'Antiquité – Induction des protocoles à partir des pratiques actuelles en écologie comportementale

Pascaline LE GOUAR, Nelly MÉNARD & Arnaud ZUCKER

art. 59 (2) — Publié le 16 février 2024
www.anthropozoologica.com

cnrs Inist PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

MUSÉUM NAL HIST NATURELLE

Directeur de la publication / *Publication director:* Gilles Bloch
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

Rédacteur en chef / *Editor-in-chief:* Rémi Berthon

Rédactrice / *Editor*: Christine Lefèvre

Assistante de rédaction / *Assistant editor:* Emmanuelle Rocklin (anthropo@mnhn.fr)

Mise en page / *Page layout:* Emmanuelle Rocklin, Inist-CNRS

Comité scientifique / *Scientific board*:
Louis Chaix (Muséum d'Histoire naturelle, Genève, Suisse)
Jean-Pierre Digard (CNRS, Ivry-sur-Seine, France)
Allowen Evin (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France)
Bernard Faye (Cirad, Montpellier, France)
Carole Ferret (Laboratoire d'Anthropologie sociale, Paris, France)
Giacomo Giacobini (Università di Torino, Turin, Italie)
Lionel Gourichon (Université de Nice, Nice, France)
Véronique Laroulandie (CNRS, Université de Bordeaux 1, France)
Stavros Lazaris (Orient & Méditerranée, Collège de France – CNRS – Sorbonne Université, Paris, France)
Nicolas Lescureux (Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, Montpellier, France)
Joséphine Lesur (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France)
Marco Masseti (University of Florence, Italy)
Georges Métailié (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France)
Diego Moreno (Università di Genova, Gènes, Italie)
François Moutou (Boulogne-Billancourt, France)
Marcel Otte (Université de Liège, Liège, Belgique)
Joris Peters (Universität München, Munich, Allemagne)
François Poplin (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France)
Jean Trinquier (École normale supérieure, Paris, France)
Baudouin Van Den Abeele (Université catholique de Louvain, Louvain, Belgique)
Christophe Vendries (Université de Rennes 2, Rennes, France)
Denis Vialou (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France)
Jean-Denis Vigne (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France)
Arnaud Zucker (Université de Nice, Nice, France)

Couverture / *Cover:*
« Une magie cruelle. Médée fait la démonstration de son pouvoir magique sur un vieux bélier démembré qui sort intact et rajeuni de son chaudron. » Staatlichen Antikensammlungen, Munich (inv. 2408). Crédits : ArchaiOptix (CC BY-SA-4.0) / *"Cruel magic. Medea demonstrates her magical power on a dismembered old ram, which emerges intact and rejuvenated from its cauldron." Red-figure pottery, Staatlichen Antikensammlungen, Munich (inv. 2408). Credits: ArchaiOptix (CC BY-SA-4.0).*

Anthropozoologica est indexé dans / Anthropozoologica *is indexed in:*

– Social Sciences Citation Index
– Arts & Humanities Citation Index
– Current Contents – Social & Behavioral Sciences
– Current Contents – Arts & Humanities
– Zoological Record
– BIOSIS Previews
– Initial list de l'European Science Foundation (ESF)
– Norwegian Social Science Data Services (NSD)
– Research Bible

Anthropozoologica est distribué en version électronique par / Anthropozoologica *is distributed electronically by:*

– BioOne® (http://www.bioone.org)

Anthropozoologica est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris, avec le soutien du CNRS.
Anthropozoologica *is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris, with the support of the CNRS.*
Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:* ***Adansonia***, ***Zoosystema***, ***Geodiversitas***, ***European Journal of Taxonomy***, ***Naturae***, **Cryptogamie sous-sections** ***Algologie***, ***Bryologie***, ***Mycologie***, ***Comptes Rendus Palevol***.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / https://sciencepress.mnhn.fr

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2024
ISSN (imprimé / *print*) : 0761-3032 / ISSN (électronique / *electronic*) : 2107-0881

Observer le comportement animal dans l'Antiquité – Induction des protocoles à partir des pratiques actuelles en écologie comportementale

Pascaline LE GOUAR
Nelly MÉNARD
Université de Rennes, ECOBIO, F-35380 Paimpont (France)
pascaline.legouar@univ-rennes1.fr (autrice correspondante)
nelly.menard@univ-rennes1.fr

Arnaud ZUCKER
Université Côte d'Azur, CNRS, Cepam,
24 avenue des diables bleus, F-06300 Nice (France)
arnaud.zucker@univ-cotedazur.fr

Soumis le 30 août 2023 | Accepté le 15 janvier 2024 | Publié le 16 février 2024

Le Gouar P., Ménard N. & Zucker A. 2024. — Observer le comportement animal dans l'Antiquité – Induction des protocoles à partir des pratiques actuelles en écologie comportementale, *in* Broseta A., Scaccuto A. & Zucker A. (éds), Observation zoologique, expérience et expérimentation sur l'animal. Antiquité – Moyen Âge. *Anthropozoologica* 59 (2): 15-27. https://doi.org/10.5252/anthropozoologica2024v59a2. http://anthropozoologica.com/59/2

RÉSUMÉ
Les historiens de la pensée interprètent souvent les discours antiques, y compris dans le domaine naturaliste, comme déterminés par des postures idéologiques. En réaction contre ce parti pris intellectuel, nous pensons utile de faire le pari de l'expérience et d'envisager l'histoire naturelle antique comme une tradition majoritairement fondée sur des données d'expérience et une observation cumulée. Pour mettre à l'épreuve cette approche, qui suppose une autre genèse des savoirs naturalistes, nous examinons le dossier des descriptions des comportements de deux groupes d'oiseaux (les hirondelles et les perdrix) proposées par Aristote principalement dans les livres VIII et IX de l'*Histoire des Animaux*. La confrontation des descriptions aristotéliciennes avec les études contemporaines, permet de mesurer la pertinence des données, et également de discuter de l'existence éventuelle des biais d'observations liés à l'une ou l'autre époque. Nous tentons enfin de reconstituer les protocoles possibles mis en œuvre par les observateurs ou Aristote lui-même pour l'obtention de ces observations.

MOTS CLÉS
Soins aux jeunes,
perdrix,
hirondelle,
protocoles d'observation,
époque contemporaine.

ABSTRACT
Observing animal behavior in Antiquity: can we induce protocols from contemporary practices in behavioral ecology?
Historians of thought often interpret ancient discourse, including in natural sciences, as being influenced by ideological stances. In response to this intellectual bias, we believe it would be valuable to take the risk of relying on experiential evidence and cumulative observation when considering ancient natural history as a tradition. To put this approach to the test, which assumes a different origin of naturalist knowledge, we scrutinize Aristotle's descriptions of the behavior of two groups of birds, namely the swallow and the partridge, primarily found in books VIII and IX of the *History of Animals*. By comparing Aristotelian accounts with contemporary studies, we can assess the significance of the data and also discuss potential observational biases either in Antiquity… or in modern times. Lastly, we attempt to reconstruct the probable methodologies employed by observers or Aristotle himself to obtain these observations.

KEY WORDS
Parental care, partridge, swallow, methodologies, modern times.

INTRODUCTION

Les historiens des sciences font ordinairement commencer la science biologique moderne aux travaux de Linné et de Buffon. Aristote a néanmoins, dans le « désert » qui précède, un statut d'extra-temporalité, car on lui reconnaît l'invention de l'anatomie comparée et d'une méthode d'analyse appliquée de la physiologie animale. Cependant, dans le domaine du comportement animal, l'apport aristotélicien est souvent considéré comme faible et suspect (Petit & Théodoridès 1962 ; Byl 1980, Byl & Schouls 1990). Il y a principalement deux raisons à cela : la première est que l'étude moderne de la biologie aristotélicienne est conduite principalement par des philosophes, qui considèrent qu'Aristote a fondamentalement une approche philosophique du vivant (Grene 1972 ; Preus 1975 ; Pellegrin 1985 ; Lennox 2001) ; la seconde, moins avouable et peut-être moins consciente, est qu'un certain nombre d'historiens des sciences a une conception probablement encore positiviste des sciences (Joly 1968 ; Byl 1980). Ces deux facteurs conduisent les chercheurs à considérer les données antiques et médiévales sur les animaux comme naïves et *a priori* biaisées par des préjugés psychologiques et théoriques sommaires. Le livre VIII (IX)[1] de l'*Enquête sur les Animaux* d'Aristote – ou, pour reprendre le titre traditionnel, l'*Histoire des Animaux* (*HA*) –, qui porte sur les comportements, est encore considéré aujourd'hui par certains comme inauthentique, car indigne du génial *Magister*. On lui reproche en particulier des descriptifs anthropomorphiques et un vocabulaire psychologisant (Lloyd 1983 ; Gontier 1999 ; Labarrière 2000 ; Zucker 2017).

L'hypothèse que nous suivons est perpendiculaire : sachant par les textes d'Aristote lui-même que les comportements (*ethē*) constituent un objet d'étude capital du vivant, nous supposons que les développements consacrés aux conduites dans l'œuvre d'Aristote sont le produit d'une somme d'observations, directes ou rapportées, et formulées avec un souci d'objectivité descriptive qui n'est pas éloigné de ce que peut s'imposer un scientifique moderne, même si les méthodes et les cadres d'observation sont notablement différents. Nous reviendrons sur ces aspects à l'issue de notre examen de deux cas. Notre objectif est double : d'une part, essayer d'induire les protocoles observationnels qui ont conduit aux déclarations et descriptions proposées (et parfois rapportées) par Aristote ; d'autre part, évaluer la pertinence de ces descriptions au regard des données contemporaines.

Il convient de situer théoriquement, sans aller au-delà de ce que l'auteur lui-même explicite, le cadre d'intelligibilité du comportement animal.

Les deux fonctions fondamentales et communes aux animaux sont l'alimentation et la reproduction[2]. Elles assurent leur survie individuelle et spécifique :

> « Ὥστε πρῶτον περὶ τροφῆς καὶ γεννήσεως λεκτέον· ἡ γὰρ θρεπτικὴ ψυχὴ καὶ τοῖς ἄλλοις ὑπάρχει, καὶ πρώτη καὶ κοινοτάτη δύναμίς ἐστι ψυχῆς, καθ' ἣν ὑπάρχει τὸ ζῆν ἅπασιν. ἧς ἐστὶν ἔργα γεννῆσαι καὶ τροφῇ χρῆσθαι· φυσικώτατον γὰρ τῶν ἔργων τοῖς ζῶσιν, ὅσα τέλεια καὶ μὴ πηρώματα ἢ τὴν γένεσιν αὐτομάτην ἔχει, τὸ ποιῆσαι ἕτερον οἷον αὐτό, ζῷον μὲν ζῷον, φυτὸν δὲ φυτόν, ἵνα τοῦ ἀεὶ καὶ τοῦ θείου μετέχωσιν ᾗ δύνανται. » (Ainsi donc, il faut tout d'abord parler de l'alimentation et de la génération, car le principe vital nutritif se retrouve aussi dans les autres êtres vivants ; et c'est la première et la plus commune des facultés du principe vital, celle par laquelle la vie appartient à tous les êtres animés. Ses actes sont d'engendrer, et d'employer la nourriture. L'acte le plus naturel aux êtres vivants qui sont complets, et qui ne sont ni tronqués ni produits par génération spontanée, c'est de produire un autre être pareil à eux, l'animal un animal, la plante une plante, afin de participer de l'éternel et du divin autant qu'ils le peuvent.) (Arist., *DA* 415a22-415b1)

1. Dans la tradition moderne, depuis Théodore Gaza (1492) jusqu'à Pierre Louis (1969), ce livre est placé à la fin de *HA* (livre IX), mais dans l'ordre ancien des livres il était très probablement le huitième, suivi par un livre sur la génération humaine (traditionnellement édité comme livre VII).

2. Voir Arist., *HA* I, 2, 488b29-488b32 ; *PA* II, 3, 650a3-650b13 ; d'une certaine façon les deux actions relèvent d'un principe commun, « ἐπεὶ δ' ἡ αὐτὴ δύναμις τῆς ψυχῆς θρεπτικὴ καὶ γεννητική » (puisque la même faculté de l'âme est à la fois nutritive et génératrice) (Arist., *DA* II, 4, 416a19). Il faut noter que pour Aristote, « πρότεραι γάρ εἰσι τῶν δυνάμεων αἱ ἐνέργειαι καὶ αἱ πράξεις κατὰ τὸν λόγον » (les actes et les fonctions sont rationnellement antérieurs aux facultés) (Arist., *DA* II, 4, 415a18-20). Il existe d'autres fonctions vitales (i.e. de la psyché), en particulier le mouvement et la sensibilité, mais elles sont secondaires.

Tous les comportements peuvent se ramener à cet enjeu et à ces deux activités.

La manière dont ces activités sont développées varie selon l'anatomie, la nourriture et la *phronesis* (intelligence pratique, prudence) de l'animal[3].

On peut considérer que le comportement extérieur est orienté par une extension du psychisme et du caractère ou que les deux (désignés en grec par le même mot : *ēthos*) sont continus.

Tous ces axiomes ont des conséquences considérables.

Les deux derniers livres de l'*Enquête* d'Aristote portent sur ce sujet. Le livre VII (VIII) est consacré à la conduite alimentaire des animaux et le livre VIII (IX) à leur conduite reproductive ou « parentale ». Après une partie centrée sur la prédation (Arist., *HA* VII [VIII], 1-11), les sections suivantes du livre VII (VIII) prolongent l'étude en traitant des migrations alimentaires (Arist., *HA* VII [VIII], 12-13), des périodes de jeûne et d'hibernation (Arist., *HA* VII [VIII], 13-17), des maladies des animaux menaçant leur survie (Arist., *HA* VII [VIII], 18-27) et des différences liées au climat et à l'alimentation (Arist., *HA* VII [VIII], 28-30). Il est tout à fait compréhensible que l'ouverture du livre VIII (IX), sur le caractère animal, soit très voisine du prologue du livre VII (VIII) dans la mesure où ils développent un programme commun et unique.

Le début du livre VII (VIII) annonce ce programme :

> « Ὁμοίως δὲ καὶ τῶν ζῴων ἐνίων παρὰ τὴν γένεσιν οὐδὲν ἔστιν ἄλλο λαβεῖν ἔργον. Διόπερ αἱ μὲν τοιαῦται πράξεις κοιναὶ πάντων εἰσί· προσούσης δ' αἰσθήσεως ἤδη, περὶ τε τὴν ὀχείαν διὰ τὴν ἡδονὴν διαφέρουσιν αὐτῶν οἱ βίοι, καὶ περὶ τοὺς τόκους καὶ τὰς ἐκτροφὰς τῶν τέκνων. Τὰ μὲν οὖν ἁπλῶς, ὥσπερ φυτά, κατὰ τὰς ὥρας ἀποτελεῖ τὴν οἰκείαν γένεσιν· τὰ δὲ καὶ περὶ τὰς τροφὰς ἐκπονεῖται τῶν τέκνων, ὅταν δ' ἀποτελέσῃ, χωρίζονται καὶ κοινωνίαν οὐδεμίαν ἔτι ποιοῦνται· τὰ δὲ συνετώτερα καὶ κοινωνοῦντα μνήμης ἐπὶ πλέον καὶ πολιτικώτερον χρῶνται τοῖς ἀπογόνοις. Ἓν μὲν οὖν μέρος τῆς ζωῆς αἱ περὶ τὴν τεκνοποίαν εἰσὶ πράξεις αὐτοῖς, ἔτι δ' ἕτερον αἱ περὶ τὴν τροφήν· περὶ γὰρ δύο τούτων αἵ τε σπουδαὶ τυγχάνουσιν οὖσαι πᾶσαι καὶ ὁ βίος. Αἱ δὲ τροφαὶ διαφέρουσι μάλιστα κατὰ τὴν ὕλην ἐξ οἵας συνεστήκασιν […] » (Chez certains animaux, de manière semblable, on ne peut repérer aucune autre réalisation hormis la reproduction. C'est pourquoi les activités qui concernent cette fonction sont communes à tous les animaux, mais dès que la sensibilité s'y ajoute les façons de vivre des animaux diffèrent, à la fois en ce qui concerne l'accouplement, du fait du plaisir qu'il procure, et en ce qui concerne la parturition et l'élevage des petits. Ainsi, certains mènent simplement à bien, comme le font les plantes, la reproduction qui leur est propre à l'époque adéquate, alors que d'autres se préoccupent aussi de la nourriture de leurs petits, mais s'en séparent une fois que cette œuvre est accomplie, et ne forment plus avec eux aucune sorte de communauté, et que ceux qui sont plus intelligents et ont part à la mémoire en usent avec leurs rejetons de manière plus longue et plus politique. Une partie de la vie consiste donc, chez les animaux, en des activités liées à la reproduction, et une autre partie en celles qui concernent la nourriture. En effet ce sont les deux domaines qui concentrent tous leurs efforts et l'enjeu de leur vie. Les aliments diffèrent essentiellement par la matière dont ils sont constitués […]) (Arist., *HA* VII (VIII), 1, 588b26-589a6).

Le livre VIII (IX), après une section de généralités sur les différences de caractère et sur les rivalités inter-spécifiques autour de la nourriture (Arist., *HA* VIII [IX], 1-2), qui prolongent le livre VII [VIII], s'attache aux comportements liés à la reproduction (Arist., *HA* VIII [IX], 4-48), qui témoignent des capacités des animaux à ajuster un comportement (*phronēsis*) et à comprendre les situations (*dianoia*). Il comporte aussi un bref développement sur le caractère passif des quadrupèdes domestiques (Arist., *HA* VIII [IX], 3-4). Les derniers chapitres portent sur les changements volontaires ou involontaires de caractère (Arist., *HA* VIII [IX], 49-51).

Notre enquête consiste à mettre en jeu et mettre en cause les rapports d'Aristote, en les traitant comme des descriptions d'observation, à l'instar de ceux que proposent les naturalistes contemporains. Dans certains domaines physiologiques (anatomie interne, durée de gestation, incubation des œufs, etc.), Aristote a clairement suivi des protocoles d'observation et de description rigoureux. Concernant les comportements dynamiques des animaux il ne semble pas avoir suivi de méthode particulière d'observation, et ses rapports ne suivent pas un ordre d'exposition systématique. Les deux descriptions étudiées ici sont empruntées au livre VIII et concernent, d'une part, les comportements de nidification de la perdrix et de l'hirondelle[4], et d'autre part, les soins prodigués par ces oiseaux à leurs petits. Aristote considère les soins aux petits ou autour des petits comme un enrichissement affectif, politique et parfois technique de la nécessité biologique de reproduction.

En écologie comportementale contemporaine, discipline étudiant le comportement animal dans le cadre théorique explicite néo-darwinien (Danchin *et al.* 2021), les soins aux jeunes englobent des comportements qui favorisent la survie de ces derniers, tels la construction des nids, l'approvisionnement en nourriture, la défense contre les prédateurs. En biologie évolutive, l'investissement parental envers les jeunes représente un coût pour les parents tout en apportant un avantage pour les jeunes et pour eux-mêmes en termes de *fitness* (Clutton-Brock 1991).

Abréviations

Av.	*Aves*
DA	*De anima*
Deipn.	*Deipnosophistae*
Fr.	*Fragmenta*
HA	*Historia animalium*
NA	*De natura animalium*
PA	*De partibus animalium*
Ph.	*Physica*

3. « […] αἱ δὲ πράξεις καὶ οἱ βίοι κατὰ τὰ ἤθη καὶ τὰς τροφὰς διαφέρουσιν […] » (les activités/fonctions et les modes de vie [des animaux] varient en fonction de leur caractère et de leur régime alimentaire) (Arist., *HA* VII (VIII), 1, 588a17).

4. Plusieurs espèces de perdrix et d'hirondelles cohabitant dans les milieux parcourus par Aristote, il est difficile de déterminer à quelle espèce l'auteur fait référence pour chaque mention. Nous traitons donc ici les cas d'étude pour l'ensemble des espèces potentiellement rencontrées par Aristote.

OBSERVATION DES COMPORTEMENTS DE CHOIX DES SITES DE REPRODUCTION ET DE CONSTRUCTION DES NIDS

Parmi les étapes du cycle de reproduction de animaux, celle de l'établissement d'un lieu pour l'élevage de la progéniture est cruciale pour un grand nombre d'espèces, notamment les espèces ovipares. En effet l'établissement d'un nid dans un milieu peu favorable (avec une forte présence de prédateurs ou de compétiteurs, ou une faible abondance de ressources) peut entraîner la mort des adultes reproducteurs et/ou des jeunes. Ainsi, des stratégies comportementales de choix d'un lieu de reproduction qui minimise les risques de mortalité seront sélectionnées, au contraire de stratégies d'établissement aléatoire. La variété de ces stratégies comportementales observées dans le monde animal traduit la grande variabilité de contraintes environnementales mais également de contraintes intrinsèques à chaque espèce.

Ces deux types de contraintes sont bien présents dans un texte d'Aristote décrivant les nids des perdrix :

> « Οἱ δὲ βαρεῖς τῶν ὀρνίθων οὐ ποιοῦνται νεοττιάς (οὐ συμφέρει γὰρ μὴ πτητικοῖς οὖσιν,) οἷον ὄρτυγες καὶ πέρδικες καὶ τἆλλα τὰ τοιαῦτα τῶν ὀρνέων· ἀλλ' ὅταν ποιήσωνται ἐν τῷ λείῳ κονίστραν (ἐν ἄλλῳ γὰρ τόπῳ οὐδενὶ τίκτει), ἐπηλυγασάμενοι ἄκανθάν τινα καὶ ὕλην τῆς περὶ τοὺς ἱέρακας ἕνεκα καὶ τοὺς ἀετοὺς ἀλεώρας, ἐνταῦθα τίκτουσι καὶ ἐπῳάζουσιν. » (Les oiseaux à vol lourd ne se font pas de nids [un nid ne leur servirait, en effet, à rien puisqu'ils ne volent pas haut dans les airs] : c'est le cas des cailles, des perdrix et des autres oiseaux de ce type. Mais ils ameublissent une zone de terre sur un endroit plat [ils ne pondent jamais sur un autre terrain] et se dissimulent sous un épineux ou des végétaux, pour écarter les attaques des faucons et des aigles ; cela fait, ils y pondent et y couvent.) (Arist., *HA* VIII (IX), 8, 613b6-12)

Dans ce texte, souvent repris[5], Aristote justifie le site de nidification rudimentaire au sol de la perdrix par des contraintes anatomiques et indique un comportement de camouflage pour limiter les risques de prédation. Cette particularité, à la fois motivée par une incapacité à voler et ajustée par choix tactique, est signalée avec constance dans deux autres passages :

> « Τίκτουσι δὲ τὰ μὲν ἄλλα ἐν νεοττιαῖς, τὰ δὲ μὴ πτητικὰ ἐν νεοττιαῖς οὐδαμῶς, οἷον οἵ τε πέρδικες καὶ οἱ ὄρτυγες, ἀλλ' ἐν τῇ γῇ, ἐπηλυγαζόμενα ὕλην. » (Certains types d'oiseaux pondent dans des nids, tandis que les oiseaux qui ne volent pas haut dans les airs n'ont jamais de nid [c'est le cas des perdrix ou des cailles] et pondent à même la terre, en se dissimulant sous des végétaux.) (Arist., *HA* VI, 1, 558b30-559a2)

> « Νεοττεύουσι δ' ἐπὶ τῆς γῆς, ὥσπερ εἴρηται, οἵ τε ὄρτυγες. Καὶ οἱ πέρδικες καὶ τῶν ἄλλων ἔνιοι τῶν πτητικῶν. » (Les cailles, comme on l'a dit, pondent sur la terre. C'est aussi le cas des perdrix et de certains oiseaux à vol lourd.) (Arist., *HA* VIII (IX), 7, 614a31)[6]

Aristote, à partir d'observations sur plusieurs espèces, établit une corrélation entre l'habitat et la capacité à voler et pose une ressemblance de comportement. Une étude contemporaine portant sur l'histoire évolutive des caractéristiques des nids au regard de l'arbre phylogénétique des oiseaux suggère que le type ancestral de nid est de type « trou sommaire dans le sol » similaire à celui de la perdrix et que ce type de nid a rapidement été supplanté par les nids dans les arbres (Fang *et al.* 2018). Cependant, il a perduré chez certains groupes comme les Struthioniformes, les Galliformes et les Charadriiformes. Les deux premiers groupes rassemblent effectivement des espèces ayant des capacités de vol faible, à la différence du dernier qui regroupe des espèces ayant de bonnes capacités de vol, comme les limicoles.

Aristote note également le choix par les perdrix d'un site de nid particulier, dans une végétation permettant de le protéger de la vue ou des attaques des prédateurs aériens. La protection du nid contre les prédateurs par camouflage a été étudiée chez plusieurs espèces par des chercheurs contemporains. Le groupe des perdrix offre un bon modèle d'étude pour ces questions car leur nid est exposé à de nombreux prédateurs avec une période de ponte (plus de 20 jours) et de couvaison assez longue (Jenkins 1961a). Ainsi Rands (1988) a montré que la perdrix grise (*Perdix perdix* (Linnaeus, 1758)) et la perdrix rouge (*Alectoris rufa* (Linnaeus, 1758)) choisissent des sites de nids où la quantité d'herbe morte, de litière, de ronce et d'ortie sont élevées et que le risque de prédation diminue avec la hauteur de la végétation. La densité de perdrix dans un milieu est ainsi positivement corrélée à la densité de ronce et d'herbe dans les haies (Rands 1986). Le terme rare de *konistra* employé par Aristote, et qui désigne une aire poussiéreuse, fait sans doute référence au rituel du grattage du lieu du nid, par exemple chez la perdrix choukar (*Alectoris chukar* (J.E. Gray, 1830) ; Alcorn & Richardson 1951). Les études modernes se basent sur des observations répétées et quantifiées dans différents milieux en vue de comparer les succès de reproduction dans différents contextes. On peut supposer chez Aristote une approche similaire, tout au moins sur la répétition des observations et sur le lien fait entre des évènements de prédation à couvert et à découvert. On ne peut, en vérité, apprécier le nombre d'observations qui ont conduit à cette affirmation générale, et elles n'ont pas été compilées méthodiquement à la manière des campagnes d'observations suivies que l'on conduit aujourd'hui. Mais les perdrix (en particulier les perdrix grises, les bartavelles ou choukars) étaient des animaux fréquents et familiers dans

5. Elien (IIIe siècle EC), par exemple, offre une version fidèle et étendue de ce passage : « Lorsque les perdrix sont sur le point de procréer, elles se confectionnent à partir de brindilles ce qu'on nomme « une aire circulaire ». Le treillis est en creux et il est parfait pour s'asseoir. Elles versent de la poussière à l'intérieur, y ménagent une sorte de couche moelleuse, et se glissent dedans ; après quoi elles se mettent à couvert sous une couche de brindilles afin d'échapper aux oiseaux rapaces comme aux chasseurs humains, puis pondent en toute tranquillité » (Elien, *NA* 3, 16).

6. Voir aussi, « [...] ὁ ὄρτυξ [...] νεοττιὰν δὲ οὐ ποιεῖ, ἀλλὰ κονίστραν· καὶ ταύτην σκεπάζει φρυγάνοις διὰ τοὺς ἱέρακας, ἐν ᾗ ἐπῳάζει [...] » (la caille ne fait pas de nid mais aménage une zone de terre meuble ; elle la cache avec des brindilles, à cause des faucons, et c'est là qu'elle couve) (Arist., *Fr.* 261 [Gigon 1987] = Athénée, *Deipn.* IX, 44, 392bc).

l'environnement grec, les maisons et les cuisines, comme l'atteste le nombre de mentions littéraires ou iconographiques (Arnott 2007: 254-256). On peut s'autoriser à penser dans ces conditions que les observations sur lesquelles repose cette affirmation sont potentiellement nombreuses et convergentes. Le caractère apparemment incorrect de certaines données sur cet oiseau, comme celle qui concerne sa longévité, chiffrée par Aristote à 15 (« περὶ πεντεκαίδεκα ἔτη » [environ 15 ans] ; Arist., *HA* VIII (IX), 8, 613a23) ou plus de 16 ans (« πλείω ἢ ἔτη ἑκκαίδεκα » [plus de 16 ans] ; Arist., *HA* VI, 4, 563a2 ; cf. Arist., *Fr*. 156 [Gigon 1987] = Athénée, *Deipn.* 389A), qui dépasse largement les chiffres retenus aujourd'hui (entre six et huit ans), bien que cette information soit difficile à acquérir (Max-Planck-Gesellschaft 2002), n'est pas dirimant car ces chiffres correspondent sûrement à des individus captifs, à une longévité potentielle ou maximale et non à une moyenne, et les variations individuelles sont considérables chez les oiseaux.

Les études empiriques modernes restent toutefois limitées sur la démonstration de mécanismes en jeux. Récemment, des études ont pu démontrer expérimentalement le lien entre la stratégie de camouflage du nid par l'adulte reproducteur et le risque de prédation des œufs. En effet, Černý *et al.* (2018) ont montré que le camouflage du nid n'était pas constant sur toute la durée de la ponte (plus de 20 jours) et que les perdrix pouvaient laisser leurs œufs non couverts en début de ponte. Ce comportement peut s'expliquer par l'hypothèse de l'œuf test (*test egg hypothesis*) qui suppose que les perdrix laisseraient les premiers œufs à découvert afin d'évaluer si le nid est sujet à la prédation. En menant une expérience en nature avec des nids artificiels, Černý & Šálek (2020) ont montré que lorsque la prédation est précoce (c'est-à-dire que les premiers œufs pondus sont prédatés), le risque de prédation de l'ensemble de la couvée est élevé. La disparition des premiers œufs pondus intervient donc comme un signal de mauvais habitat pour la femelle qui peut changer de site de nid pour pondre le reste de la couvée, une conduite qui semble étayer l'hypothèse de l'œuf test. Le changement de nid de la perdrix, probablement au cours d'une séquence de ponte, est dûment signalé par Aristote, comme relevant d'une tactique de précaution :

> « Καὶ οὐκ ἐν τῷ αὐτῷ τίκτουσι καὶ ἐπῳάζουσιν, ἵνα μή τις κατανοήσῃ τὸν τόπον πλείω χρόνον προσεδρευόντων. » ([Les perdrix] ne pondent pas et ne couvent pas [toujours] à la même place, pour éviter que l'on ne découvre leur endroit, si elles y demeuraient trop longtemps.) (Arist., *HA* VIII (IX), 8, 613b15-17)

L'écart entre les observations modernes et la notation d'Aristote tient au caractère général que ce dernier donne au phénomène. Mais la fréquence observée de ce déménagement autorise une certaine généralisation. La formulation ne permet pas d'affirmer que ce changement de résidence intervient pour Aristote lors de la même séquence ou saison (pontes successives) ou au long de la vie, mais la première option est la plus vraisemblable. Parmi les stratégies de nidification, Aristote rapporte également pour les perdrix le fait suivant :

> « Οἱ δὲ πέρδικες δύο ποιοῦνται τῶν ᾠῶν σηκούς, καὶ ἐφ' ᾧ μὲν ἡ θήλεια ἐπὶ δὲ θατέρῳ ὁ ἄρρην ἐπῳάζει, καὶ ἐκλέψας ἐκτρέφει ἑκάτερος ἑκάτερα. » (Les perdrix font deux enclos pour leurs œufs. La femelle couve dans l'un et le mâle dans l'autre, et après éclosion chacun élève sa couvée.) (Arist., *HA* VI, 8, 564a20-23)[7]

Cette citation suggère une observation différentiée du mâle et de la femelle, ce qui est possible grâce à leur dimorphisme sexuel, et une localisation bien identifiée de leurs nids respectifs suivis de façon prolongée, tout au moins sur la durée de la couvée et de l'élevage des jeunes. Les études contemporaines de ce comportement procèdent par marquage de plusieurs dizaines d'individus et par suivi par radiopistage durant la période de la reproduction (Goodwin 1953 ; Jenkins 1961b ; Spanó & Csermely 1985 ; Casas *et al.* 2009 ; Bernard-Laurent *et al.* 2017). Ces études ont montré notamment que :

– certaines années près d'un mâle sur deux couve ;

– le second nid se situe en général à proximité du premier (quelques centaines de mètres) ;

– l'investissement des mâles et des femelles dans l'élevage de leur couvée est similaire (mesuré en temps passé à l'incubation et en succès d'éclosion).

Ce comportement de double couvée simultanée signalé par Aristote, est cité par les évolutionnistes comme un stade intermédiaire dans le gradient d'investissement des deux parents dans l'élevage des jeunes allant des soins uniparentaux aux soins biparentaux (Owens 2002), et défini comme assez rare dans le règne animal. Chez les oiseaux, il serait favorisé chez des espèces nidifuges pondant de nombreux œufs du fait d'un coût d'élevage des jeunes réduit (Casas *et al.* 2009) par rapport aux espèces nidicoles.

La construction d'un nid complexe par certaines espèces est également l'objet d'observations approfondies par Aristote, comme le montrent ces remarques concernant l'hirondelle :

> « […] ἴδοι τις ἂν τὴν τῆς διανοίας ἀκρίβειαν, οἷον πρῶτον ἐπὶ τῶν ὀρνίθων ἡ τῆς χελιδόνος σκηνοπηγία· τῇ γὰρ περὶ τὸν πηλὸν ἀχυρώσει τὴν αὐτὴν ἔχει τάξιν. Συγκαταπλέκει γὰρ τοῖς κάρφεσι πηλόν· κἂν ἀπορῆται πηλοῦ, βρέχουσα αὑτὴν κυλινδεῖται τοῖς πτεροῖς πρὸς τὴν κόνιν. Ἔτι δὲ στιβαδοποιεῖται καθάπερ οἱ ἄνθρωποι, τὰ σκληρὰ πρῶτα ὑποτιθεῖσα καὶ τῷ μεγέθει σύμμετρον ποιοῦσα πρὸς ἑαυτήν. » (Ainsi, on peut observer la subtilité de l'activité intellectuelle d'abord, par exemple, chez les oiseaux, la façon dont l'hirondelle fait son nid. Elle suit les mêmes procédés [que nous] pour mêler la paille à la boue, entrelaçant cette boue dans des brindilles de bois ; et si elle manque de boue, elle se mouille et va rouler ses ailes dans la poussière. Et elle construit son nid par couches comme des hommes le feraient, mettant d'abord en dessous les matériaux les plus durs, et proportionnant la grandeur du nid à sa taille.) (Arist., *HA* VIII (IX), 7, 612b20-27).

7. Voir aussi, « νεοττεύουσι δὲ ἐπὶ γῆς οἱ ἄρρενες καὶ αἱ θήλειαι, διελόμενοι ἕκαστοι οἶκον » (ils pondent sur terre, mâles et femelles, chacun dans un foyer séparé) (Arist., *Fr*. 256 [Gigon 1987] = Athénée, *Deipn*. IX, 42, 389C).

Cette observation a pu être facilitée par le fait que les hirondelles nichent très fréquemment dans des habitats humains. La familiarité mutuelle des Grecs et des hirondelles est également attestée par la littérature antique, et Aristote lui consacre plusieurs remarques comme lorsqu'il note qu'il peut y avoir deux couvées la même année (Arist., *HA* VI, 5, 563a14), une exception parmi les « oiseaux carnivores ». Le passage cité révèle en outre une observation prolongée et séquentielle des étapes de la construction du nid avec une vigilance particulière sur les matériaux. Une étude contemporaine portant sur trois espèces d'hirondelles sympatriques, l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica* Linnaeus, 1758), l'hirondelle rousseline (*Cecropis daurica* (Laxmann, 1769)) et l'hirondelle de fenêtre (*Delichon urbicum* (Linnaeus, 1758)), montre des différences de choix des grains d'argile et des particules non argileuses selon les espèces (Papoulis *et al.* 2018). La quantité des minéraux argileux dans les nids est généralement faible, ce qui indique que les espèces étudiées peuvent identifier avec précision les propriétés des matériaux de nidification. Elles utilisent aussi des particules non minérales de faible densité. L'hirondelle rustique a, pour sa part, une préférence pour les grains fins et la calcite. Elle préfère aussi la boue avec une teneur en limon plus élevée et une teneur en sable plus faible que les deux autres espèces. Le sable améliore l'utilisation de la boue mais réduit la stabilité du nid. Les hirondelles exercent un choix sur les matériaux en ce qui concerne les particules argileuses et les particules non argileuses dont les proportions sont liées à l'architecture du nid et notamment à sa cohésion. Le quartz est, par exemple, considéré comme un minéral important pour la cohésion du nid. Les hirondelles évitent les matériaux de forte gravité qui pourraient être un facteur important compromettant la stabilité du nid puisque les nids lourds seraient plus susceptibles de s'effondrer. Elles consolident le nid en y mêlant de la paille (Papoulis *et al.* 2018). Cependant, à notre connaissance, aucune étude contemporaine n'a étudié les méthodes d'agencement des matériaux comme Aristote. Les études contemporaines ont recours à des mesures sur les nids telles que la profondeur, le volume, la hauteur, le diamètre extérieur. Les comportements de construction sont observés suivant un protocole standardisé chaque matin pendant une heure, pour le mâle et la femelle.

Concernant la taille du nid, qu'Aristote suggère comme étant proportionnée à la taille de l'individu reproducteur, les études contemporaines montrent qu'elle est d'autant plus grande (de < 100 cm^3 à > 300cm^3) que l'investissement parental dans la reproduction est grand, en termes de durée de nidification ou de taille de nichée (Møller 1982). Chez de nombreuses espèces de passereaux, la taille du nid est indicatrice de qualité parentale et est un trait de sélection sexuelle. Les hirondelles rustiques construisent des nids en forme de coupe avec de la boue, normalement mélangée à de la paille, et tapissent le nid de matériaux mous tels que des plumes, des poils ou de la paille. Les mâles s'investissent d'autant moins dans la construction du nid que leur queue est longue, la longueur de queue étant un indicateur de qualité reproductrice du mâle. De ce fait, les femelles appariées à des mâles à queue longue investissent plus dans la construction du nid que les femelles appariées à des mâles à queue courte (Soler *et al.* 1998). Afin d'arriver à ces conclusions, les chercheurs contemporains capturent et marquent des individus de bagues plastiques de couleur afin de les identifier. Les longueurs des queues des mâles sont mesurées. Des données sont collectées sur la taille des nichées, les dates d'éclosion, et le nombre d'oisillons. L'ensemble de ces données est corrélé par la suite aux mesures de taille et de volume du nid. L'observation d'Aristote sur une taille variable des nids est donc judicieuse et exacte, mais cette variation est associée à un facteur (la taille de l'individu bâtisseur) qui ne paraît pas pertinent. Les études contemporaines dépassent en général le stade de la description des comportements en posant des hypothèses testées, et validées ou non.

OBSERVATIONS DES COMPORTEMENTS DE NOURRISSAGE, PROTECTION ET APPRENTISSAGE DES JEUNES

L'élevage des jeunes après la naissance ou l'éclosion donne également lieu à une grande variété de stratégies. Chez les oiseaux, la première classification de ces soins concerne le temps que les jeunes passent au nid après éclosion : on discrimine les espèces nidifuges, chez lesquelles les jeunes naissent avec un duvet, quittent le nid quelques heures après leur éclosion et suivent leurs parents durant une phase d'apprentissage pour la recherche de la nourriture et la fuite des prédateurs, des espèces nidicoles chez lesquelles les jeunes naissent sans duvet, sont incapables de se nourrir et de se déplacer seuls et restent plusieurs jours au nid, dépendants du nourrissage par les parents jusqu'à leur autonomie. Ainsi Aristote distingue nettement le cas de la perdrix, espèce nidifuge :

> « Ἔπειτα ἐκλέψαντες εὐθὺς ἐξάγουσι τοὺς νεοττοὺς διὰ τὸ μὴ δύνασθαι τῇ πτήσει πορίζειν αὐτοῖς τροφήν. » (Dès qu'ils ont fait éclore les œufs, [les parents] font sortir les petits [du nid], car ils sont incapables d'aller leur chercher de la nourriture en se déplaçant dans les airs.) (Arist., *HA* VIII (IX), 8, 613b.12-15)

et celui de l'hirondelle, espèce nidicole, dont il décrit précisément le nourrissage :

> « Περί τε τὴν τροφὴν τῶν τέκνων ἐκπονεῖται ἀμφότερα· δίδωσι δ' ἑκατέρῳ διατηροῦσά τινι συνηθείᾳ τὸ προειληφός, ὅπως μὴ δὶς λάβῃ. » (S'agissant des soins alimentaires des petits, chacun des parents y contribue par ses efforts. Ils donnent à manger à chacun et, par une sorte d'habitude qu'ils ont, ils font bien attention à celui qui a déjà reçu, pour qu'il ne reçoive pas double portion.) (Arist., *HA* VIII (IX), 7, 612b27-29)

La notation concernant la perdrix suit immédiatement la description du choix du site de nidification. Là encore le rapport d'observation correspond bien au comportement nidifuge de l'oiseau, mais l'interprétation liée aux contraintes anatomiques des adultes semble erronée. Le comportement de

référence (normal) semble être pour Aristote, après l'éclosion, le nourrissage des immatures par les parents, et son absence est ici motivée par un handicap anatomique ; il est clair (même si c'est implicite) que pour lui la sortie précoce du nid est rendue possible, anatomiquement, par la mobilité également précoce des petits qui permet à la couvée de chercher activement sa nourriture sous la conduite des parents.

Quant au comportement de nourrissage chez l'hirondelle, l'observation d'Aristote est intrigante. On peut paresseusement y voir une projection fantasmatique d'un principe d'équité. Elle suggère plutôt – si l'on fait crédit à Aristote d'un désir de connaissance rationnel et d'une certaine maîtrise de ses représentations – un protocole d'observation basé sur l'identification des poussins (peut être par marquage) et sur des observations répétées et une annotation chronologique sur l'ordre de nourrissage de chaque poussin. Les études contemporaines sur ce sujet démontrent que le comportement de quémande des oisillons influencerait l'allocation de nourriture au sein du nid et la quantité totale délivrée (Kitamura *et al.* 2011). Cette étude, alliant marquage des poussins et des parents et observations par vidéo des comportements lors des nourrissages, montre que les parents d'hirondelles rustiques décident quel oisillon nourrir lors d'un événement d'alimentation en fonction de la quémande du poussin (acoustique et visuelle). Les parents intègrent également des informations passées sur l'effort total de quémande des poussins pour déterminer les taux d'approvisionnement à leur progéniture au cours des 14 et six minutes précédant l'alimentation, chez les mâles et les femelles, respectivement. Cela corrobore en partie les observations d'Aristote dans la mesure où un poussin récemment nourri quémandera moins qu'un poussin non nourri. Cet équilibrage des rations est nécessaire au maintien d'un espérance de vie maximale pour l'ensemble de la couvée. Cependant, dans la littérature scientifique contemporaine, contrairement à la perspective aristotélicienne, les poussins sont considérés comme agents actifs envoyant des signaux aux parents pour motiver leur nourrissage. Chez l'hirondelle bicolore, l'étude de Leonard & Horn (1996) indique également que les oisillons qui quémandent tôt et avec intensité et ont gagné une place près du devant du nid ont plus de chances d'être nourris. Cela suggère que les comportements des parents sont déterminés par les actions des oisillons plutôt que par une sélection active de leur part des oisillons à nourrir.

Ce renversement apparent (choix des parents *versus* stimulus des petits) est néanmoins schématique et incorrect. Dans l'étude mentionnée, les femelles préfèrent nourrir les petits poussins quand les mâles nourrissent plutôt les gros. On a pu également démontrer par expérimentation qu'à côté de l'intensité de la quémande des oisillons, leur condition physique était aussi déterminante dans les choix parentaux sur l'oisillon à approvisionner (Saino *et al.* 2000 ; Sacchi *et al.* 2002). Dans ces études, la condition physique des poussins a été manipulée par injection de produit simulant une réaction immunologique à une infestation parasitaire, et par privation de nourriture en cachant le poussin, et l'intensité des signaux de quémande a été analysée par sonogramme. Les critères de choix, l'interaction nourrisseurs-quémandeurs, voire la différence sexuelle (mère/père) contribuent à orienter ce comportement qui est beaucoup moins déterminé et clair qu'il n'y paraît. Aristote attribue à une sorte de discernement des parents (la reconnaissance individuelle des petits et la mémoire des nourris) le choix des petits à nourrir. Ce facteur de « jugement » paraît aujourd'hui trop naïf pour être invoqué, mais la complexité du processus de sélection de la bouche à nourrir est encore aujourd'hui difficile à appréhender.

Parmi les soins à accorder aux jeunes immatures pour garantir leur survie, la protection envers les prédateurs fait également l'objet d'observations nombreuses et de stratégies supposées durant l'Antiquité. Aristote détaille l'une d'elle, qui aura une longue et importante postérité :

> «Ὅταν δέ τις θηρεύῃ περιπεσὼν τῇ νεοττιᾷ, προκυλινδεῖται ἡ πέρδιξ τοῦ θηρεύοντος ὡς ἐπίληπτος οὖσα, καὶ ἐπισπᾶται ὡς ληψόμενον ἐφ' ἑαυτήν, ἕως ἂν διαδράσῃ τῶν νεοττῶν ἕκαστος· μετὰ δὲ ταῦτα ἀναπτᾶσα αὐτὴ ἀνακαλεῖται πάλιν [...] Καὶ ἐὰν ὑπ' ἀνθρώπου ὀφθῇ, ὥσπερ περὶ τοὺς νεοττούς, οὕτω καὶ ἀπὸ τῶν ᾠῶν ὑπάγει, πρὸ ποδῶν φαινομένη τοῦ ἀνθρώπου, ἕως ἂν ἀπαγάγῃ. » (Lorsqu'un chasseur tombe sur le nid, la perdrix se roule devant les pieds du chasseur, comme si elle était prise de convulsions, et elle le divertit en lui donnant l'illusion qu'il va pouvoir l'attraper, pour donner le temps à toute la nichée de s'échapper. Quand c'est fait elle s'envole aussi et rappelle à elle ses petits […] Si un homme aperçoit les œufs [dans le nid], comme elle le fait pour ses petits, elle l'éloigne des œufs, en restant presque à portée de la main, jusqu'à ce qu'elle l'ait attiré bien loin.) (Arist., *HA* VIII (IX), 8, 613b17-21, 30-32)

Cette « tromperie active », subterfuge si célèbre qu'il a conduit à la création d'un mot[8] est associée à la perdrix alors qu'il concerne un certain nombre d'oiseaux de petite taille nichant au sol. Dans la littérature contemporaine, ce comportement de défense du nid anti-prédation appelé parade de diversion (*distraction display*), parade d'aile cassée (*broken wing display*) ou défense du nid par la tromperie (*deceptive nest defence*) a été, en effet, rapporté pour de nombreuses espèces (Armstrong 1956 ; Humphreys & Ruxton 2020 ; De Framond *et al.* 2022) dont les perdrix (Goodwin 1953 ; Jenkins 1961b). Ce type de comportement aura un avantage sélectif chez les espèces non coloniales dont le nid est au sol, dans un terrain ouvert et exposé aux prédateurs diurnes (Armstrong 1954), ce qui correspond aux caractéristiques des perdrix. Ce comportement est supposé corrélé au degré de vulnérabilité de la couvée (Humphreys & Ruxton 2020). Des expérimentations avec des dispositifs mimant différents types de prédateurs ont montré que la réponse anti-prédateur de la perdrix variait selon le type de prédateur terrestre ou aérien, avec une vigilance accrue en cas de présentation d'un renard et un comportement de corps gelé[9] (*freezing*) en cas

8. «Ἐκπερδικίζω» (s'échapper par ruse comme une perdrix) (Aristophane, *Av.* 768 ; voir *scholie ad loc*. 768, 15). Voir aussi Arist., *Fr.* 256 [Gigon 1987] = Athénée, *Deipn*. IX, 389C.

9. Comportement consistant à rester immobile, « gelé », le temps du passage du prédateur.

de présentation d'un rapace (Binazzi *et al.* 2011). Cette étude démontre la flexibilité du comportement anti-prédateur chez les perdrix en fonction de la menace perçue.

Pour Aristote, la vie au nid est également un lieu propice pour des apprentissages, comme l'atteste cette remarque sur les hirondelles :

> « Καὶ τὴν κόπρον τὸ μὲν πρῶτον αὐταὶ ἐκβάλλουσιν, ὅταν δ' αὐξηθῶσι, μεταστρέφοντας ἔξω διδάσκουσι τοὺς νεοττοὺς προϊέσθαι [...] » (Au début les mères débarrassent le nid des fientes, mais lorsque les petits ont un peu grandi elles leur apprennent à se tourner vers l'extérieur pour fienter [...]) (Arist., *HA* VIII (IX), 7, 612b29-31).

L'acquisition précoce chez les animaux de savoir-faire parfois coûteux pour l'homme en énergie ou en temps d'apprentissage, comme la locomotion, la communication, les tactiques de prédation, les techniques… est un légitime sujet d'étonnement et le modèle de la transmission par l'enseignement, à côté de l'hypothèse d'un don inné, était une option théorique courante chez les auteurs antiques. Aristote privilégie, en général, une aptitude en quelque sorte instinctive, qui constitue un principe plus économique et d'un point de vue finaliste tout aussi efficace, puisque la fin dicte les opérations naturelles comme artificielles :

> « Εἰ δὲ τὰ φύσει μὴ μόνον φύσει ἀλλὰ καὶ τέχνῃ γίγνοιτο, ὡσαύτως ἂν γίγνοιτο ᾗ πέφυκεν. ἕνεκα ἄρα θατέρου θάτερον. ὅλως δὲ ἡ τέχνη τὰ μὲν ἐπιτελεῖ ἃ ἡ φύσις ἀδυνατεῖ ἀπεργάσασθαι, τὰ δὲ μιμεῖται. εἰ οὖν τὰ κατὰ τέχνην ἕνεκά του, δῆλον ὅτι καὶ τὰ κατὰ φύσιν· ὁμοίως γὰρ ἔχει πρὸς ἄλληλα ἐν τοῖς κατὰ τέχνην καὶ ἐν τοῖς κατὰ φύσιν τὰ ὕστερα πρὸς τὰ πρότερα. » (Si les réalisations naturelles n'était pas faites seulement par la nature mais aussi par une action technique, elles seraient exactement comme elles sont en tant que productions naturelles. L'une [l'action] existe en vue de l'autre [la réalisation], et de manière générale l'action technique tantôt accomplit des choses que la nature est incapable de produire, tantôt fait la même chose que la nature. Si donc l'action technique est accomplie en vue d'une fin, il est clair qu'il en va de même des réalisations naturelles. La relation mutuelle entre l'antérieur [la fin] et le postérieur [la réalisation] est semblable dans le cadre technique et dans le cadre naturel.) (Arist., *Ph*. II, 8, 199a13-199a20).

C'est par mimétisme que les hirondeaux seraient donc initiés à la propreté par leurs parents adultes. Cette interprétation n'est pas exclue, même si les études contemporaines n'ont pas étudié ce comportement sous cet angle, et il est vrai qu'à partir du douzième jour environ, les petits commencent à déféquer hors du nid et que l'on ne trouve plus de fientes à l'intérieur du nid. Hormis les sacs fécaux, les oiseaux rejettent, en fait, plus généralement tout objet qui ne ressemble pas à un œuf et ne fait pas partie de la structure. Les études contemporaines ayant traité de ce comportement de nettoyage du nid chez les oiseaux décrit par Aristote, cherchent les avantages/inconvénients et les moteurs de décision. Dans le cas de réjections des sacs fécaux, l'évitement des parasites et pathogènes est communément évoqué, et les implications évolutives questionnées. Chez certaines espèces, les adultes attendent que les jeunes défèquent ; chez d'autres, ils stimulent le cloaque des jeunes ou secouent le nid pour les stimuler (Spencer 2005 ; Bulit *et al.* 2008). En général, les parents avalent les sacs fécaux jusqu'au troisième ou huitième jour des poussins, selon les espèces (Hurd *et al.* 1991). À un stade intermédiaire, les parents poussent les poussins pour stimuler leur défécation et emportent hors du nid ou avalent les déjections. Par la suite, les poussins coopèrent avec les parents différemment selon les espèces, en déféquant soit vers l'extérieur du nid, soit à un endroit dédié du nid avant que les parents évacuent les déjections, soit vers les parents qui évacuent les déjections. L'expulsion (*ekballein*) évoquée par Aristote correspond mal à l'ingurgitation des sacs par les parents hirondelles, qui semble l'action principale, mais ces derniers, depuis le bord du nid, commencent effectivement par picorer et retirer les sacs avant de les avaler. Il est possible que la séquence résumée par Aristote (nettoyage parental, apprentissage de la propreté, défécation des petits à l'extérieur) soit un patchwork d'observations des états successifs du nid et des comportements successifs des oiseaux, les adultes, qui pendant la présence au nid des petits s'accrochent au nid et fientent à l'extérieur, pouvant être perçus comme en démonstration.

Chez certaines espèces, la propreté n'est pas maintenue pendant toute la période de nidification et les déjections peuvent s'accumuler dans le nid ou sur les bords du nid. C'est le cas de l'hirondelle rustique. Le nettoyage du nid par l'hirondelle résulterait d'un compromis entre le temps et l'énergie alloués à cette activité et ceux allouée aux visites de nourrissage des oisillons. Au cours d'une expérimentation qui visait à réchauffer les hirondelles la nuit (donc leur procurer un surcroît d'énergie à court terme le lendemain à l'aube), Spencer (2005) a montré que les hirondelles réchauffées faisaient plus de visites au nid le lendemain. Elles avaient également tendance à nettoyer le nid davantage, mais cette activité était plutôt liée, de façon opportuniste, à des visites accrues au nid qu'au surcroît d'énergie apporté lors de l'expérimentation. En revanche, les mâles des femelles réchauffées ne participaient pas au nettoyage, tandis que les mâles de femelles non réchauffées le faisaient. Chez les hirondelles bicolores, les adultes consomment les sacs fécaux tant qu'ils ne sont pas trop volumineux et susceptibles de perturber leur système digestif. L'hypothèse est que cette consommation économise du temps au nid et limite le coût que représentent les déplacements pour évacuer les déjections. D'autres études mentionnent le bénéfice nutritionnel de la consommation des sacs fécaux (Glück 1988). Dans certains cas, ces sacs pourraient apporter jusqu'à 10 % des besoins énergétiques aux adultes et reconstituer l'albumine perdue lors de la fabrication des œufs, dans la première période durant laquelle la digestion des poussins est la moins efficace. Le transport des déjections à distance du nid limiterait aussi les localisations des nids par les prédateurs (Weatherhead 1984). Les observations contemporaines indiquent une certaine flexibilité (spatio-temporelle probablement) des comportements

de nettoyage du nid qui peut résulter de compromis entre le temps nécessaire au nettoyage et le temps de recherche de nourriture, ce dernier pouvant être privilégié dans des contextes d'alimentation contraints. Aussi les textes d'Aristote se focalisent sur la fonction de propreté des nids, tandis que les études contemporaines laissent entrevoir d'autres fonctions telles les fonctions nutritionnelles et d'anti-prédation.

VALIDITÉ RELATIVE ET CONTEXTE D'ACQUISITION DES DONNÉES ARISTOTÉLICIENNES

Dans les deux ensembles comportementaux étudiés (construction du nid, soins aux jeunes), pour deux espèces d'oiseaux sur lesquels Aristote rapporte des observations substantielles, un certain nombre des données antiques paraissent non seulement dignes d'intérêt, mais valides, lorsqu'on les rapporte à l'état des connaissances des spécialistes actuels :

– l'investissement du mâle et de la femelle chez les deux espèces dans la couvaison ou les soins ;
– la sélection d'habitat protégeant des prédateurs chez la perdrix ;
– l'existence d'un double nid chez la perdrix ;
– la variation de la taille du nid d'hirondelle ;
– le nettoyage du nid chez l'hirondelle ;
– le comportement de distraction du prédateur chez la perdrix.

Certaines remarques n'ont pas été corroborées par les études contemporaines :

– ordonnancement des matériaux pour le nid d'hirondelle ;
– ordre de nourrissage avec mémoire chez l'hirondelle ;
– apprentissage de la propreté chez l'hirondelle.

Mais ces trois interprétations ou jugements concernent une modalité (ordonnancement) ou le sens discutable d'un comportement effectivement attesté (ordre, apprentissage). Parfois une information est peut-être plus riche qu'on ne s'autorise à la lire : ainsi, sur le changement de lieu de nidification par la perdrix, il peut s'agir de l'observation de la « ponte de remplacement » ou « recoquetage » et non simplement d'une double ponte dans l'année, ou du changement annuel de résidence. L'évaluation des données aristotéliciennes est complexe non seulement pour des raisons littéraires et formelles, tenant au style et aux ellipses d'Aristote, mais aussi en raison de l'incomplétude de nos informations sur la plupart – pour ne pas dire l'ensemble des animaux. Le jugement de validité des données anciennes est donc relatif à l'état actuel de nos connaissances. Certaines pièces du dossier perdrix ou hirondelle n'ont pas été incluses dans cette étude, parce qu'elles concernent d'autres contextes comportementaux. Il en est un pourtant qui mérite d'être signalé et concerne la destruction des œufs par la perdrix mâle :

> « Διὰ δὲ τὸ εἶναι ἀφροδισιαστικοί, ὅπως μὴ ἐπῳάζῃ ἡ θήλεια, οἱ ἄρρενες τὰ ᾠὰ διακυλινδοῦσι καὶ συντρίβουσιν, ἐὰν εὕρωσιν· ἡ δὲ θήλεια ἀντιμηχανωμένη ἀποδιδράσκουσα τίκτει, καὶ πολλάκις διὰ τὸ ὀργᾶν τεκεῖν, ὅπου ἂν τύχῃ ἐκβάλλει· ἂν παρῇ ὁ ἄρρην καὶ ὅπως σώζηται ἀθρόα, οὐκ ἔρχεται πρὸς αὐτά. » (Comme les mâles ont une grande ardeur à s'accoupler, afin que la femelle ne couve pas, ils roulent les œufs et les écrasent quand ils les trouvent. Pour parer à cela, la femelle ruse en s'éloignant pour pondre, et souvent, dans sa hâte de pondre, elle expulse les œufs un peu n'importe où. Si le mâle survient, la femelle s'abstient d'approcher le nid, pour sauver la couvée.) (Arist., *HA* VIII (IX), 8, 613b.25-30)

Cette conduite violente, qui contraste avec le fait que près de la moitié des mâles couvent en général, comme le signale Aristote lui-même, n'a pas été observée pour les perdrix. On peut déclarer qu'elle est très probablement erronée. Cependant elle traduit peut-être, de manière déformée, une information valable et un comportement observé. L'infanticide animal est un sujet de considération récent, bien qu'il touche de très nombreuses espèces, environ 25 % des mammifères (Lukas & Huchard 2019) et aussi bien des primates que des rongeurs ou des oiseaux (Hausfater & Blaffer Hrdy 2017). Il n'est pas exclu dans le cas des perdrix, surtout si la couvée concernée est celle d'un autre couple ou individu. Le fait de rouler et piétiner les œufs (*egg tossing*) est pratiqué soit par des concurrents, soit par des adultes triant au milieu de leur couvée, lorsqu'ils sont victimes de parasitisme, ou quand les nids sont partagés (Koenig & Dickinson 2004). Il peut y avoir eu confusion sur l'oiseau ou méprise sur le contexte de la déprédation, sans que l'on conclue à une lubie ou une affabulation.

De manière générale, on peut estimer que les informations rapportées par Aristote ont été sélectionnées et filtrées par le naturaliste, quand elles ne résultent pas d'une observation personnelle. L'*Histoire des Animaux* est essentiellement un recueil de données et d'observations et une compilation empirique sans dispositifs artificiels. Aristote n'a pas introduit de méthodologie particulière dans l'observation éthologique, même s'il a pratiqué des expériences célèbres, comme des dissections de corps animaux (Lennox 2018) ou l'observation systématique du développement embryonnaire du poulet au cours de l'incubation (Arist., *HA* VI, 3, 561b15-562a21).

Les méthodes modernes et antiques d'étude du comportement sont radicalement différentes et produisent des résultats parfois divergents. L'approche moderne se caractérise, pour l'étude des comportements de nidification, par des observations individualisées et paramétrées de nids sur le temps long, des mesures des caractéristiques physiques des individus, l'usage de formules mathématiques, l'estimation de volumes des matériaux, le suivi précis des individus grâce à l'identification, souvent par marquage, le radiopistage et l'usage de caméras, et la mise en place invasive de scénarios artificiels (nid artificiel, manipulation du contexte, etc.). Ces protocoles théoriques prédéfinis et ces instruments de mesure sont étrangers à l'observation antique. On peut cependant, à partir des données récoltées, induire le suivi de certains protocoles plus ou moins souples à l'époque d'Aristote. Les observations constituent probablement une synthèse d'observations répétées de nids individualisés selon une temporalité déterminée en relation avec des questions préalables, motivée par une curiosité naturaliste, et un intérêt cynégétique ou alimentaire dans le cas de la perdrix. Les données supposent l'identification des

individus, soit par relevé de caractéristiques individuelles, soit par marquage et une observation de l'habitat (perdrix), sachant qu'elles peuvent compiler deux cadres différents d'observation en raison de la domestication de la perdrix.

Dans le cas des soins aux poussins, les études modernes s'appuient sur une identification des parents et des poussins par marquage, sur des observations quantifiées des activités de soins parentaux, sur l'usage de caméra à distance ou radiopistage (pour approcher la cible et augmenter sa période d'observation), sur des expérimentations pour simuler des variations de condition physique des poussins, sur la prise en compte globale et mesurée des interactions, comme l'analyse acoustique des communications vocales. Les observations antiques sont moins cadrées, mais d'après les résultats proposés on peut supposer une identification des mâles et femelles en relation avec l'identité du nid, éventuellement sur la base d'une attention et vigilance prolongées, ayant permis de constater de manière répétée des comportements de nourrissage ; une forte proximité entre observateur et nid semble nécessaire et un marquage (des oisillons) pour identification est possible, puisque cela était fréquent pour le bétail en particulier (Villeveygoux 2015), même si cela paraît en l'occurrence peu vraisemblable. Rien n'indique dans le rapport d'Aristote que l'observation est conduite pour répondre à la question « comment les parents distribuent-ils la nourriture à plusieurs petits ? » Les données sur les comportements semblent correspondre à des observations non orientées, et à un cumul d'informations circulant, selon les animaux considérés, parmi des spécialistes ou des personnes expérimentées. Il est impossible de savoir de combien d'informateurs une donnée aristotélicienne est le produit, mais il est certain que les types d'informateurs d'Aristote, qui valorise l'expertise des gens de métier, sont nombreux et divers (Manquat 1932 : 49-82). Un trait notable de la description d'Aristote, par rapport à l'approche contemporaine, est la non-prise en compte des comportements des oisillons chez l'hirondelle en tant qu'acteurs déterminant les prises de décision des parents.

CADRE THÉORIQUE, PERSPECTIVE INTENTIONNELLE ET BIAIS D'OBSERVATION

Si les observations transmises par Aristote ne suggèrent pas, en tout cas dans le domaine des comportements, une méthode expérimentale hypothétique et systématique, elles supposent néanmoins des observations volontaires, attentives, suivies et répétées. Les données d'Aristote sont souvent abordées avec l'idée qu'elles souffrent de deux biais théoriques qui sont sa perspective finaliste et son approche psychologique (Lloyd 1966, 1983). Ces deux biais sont largement surestimés, sans doute parce que l'on persiste à lire son œuvre biologique comme déterminée par sa physique et son éthique, et comme une excroissance philosophique. Le finalisme aristotélicien est incontestable, mais quel est son impact dans sa réflexion éthologique ? Le texte de la *Physique* donné plus haut se poursuit ainsi :

> « […] μάλιστα δὲ φανερὸν ἐπὶ τῶν ζῴων τῶν ἄλλων, ἃ οὔτε τέχνῃ οὔτε ζητήσαντα οὔτε βουλευσάμενα ποιεῖ· ὅθεν διαποροῦσί τινες πότερον νῷ ἢ τινι ἄλλῳ ἐργάζονται οἱ τ' ἀράχναι καὶ οἱ μύρμηκες καὶ τὰ τοιαῦτα. κατὰ μικρὸν δ' οὕτω προϊόντι καὶ ἐν τοῖς φυτοῖς φαίνεται τὰ συμφέροντα γιγνόμενα πρὸς τὸ τέλος, οἷον τὰ φύλλα τῆς τοῦ καρποῦ ἕνεκα σκέπης. ὥστ' εἰ φύσει τε ποιεῖ καὶ ἕνεκά του ἡ χελιδὼν τὴν νεοττιὰν καὶ ὁ ἀράχνης τὸ ἀράχνιον, καὶ τὰ φυτὰ τὰ φύλλα ἕνεκα τῶν καρπῶν καὶ τὰς ῥίζας οὐκ ἄνω ἀλλὰ κάτω τῆς τροφῆς, φανερὸν ὅτι ἔστιν ἡ αἰτία ἡ τοιαύτη ἐν τοῖς φύσει γιγνομένοις καὶ οὖσιν. καὶ ἐπεὶ ἡ φύσις διττή, ἡ μὲν ὡς ὕλη ἡ δ' ὡς μορφή, τέλος δ' αὕτη, τοῦ τέλους δὲ ἕνεκα τἄλλα, αὕτη ἂν εἴη ἡ αἰτία, ἡ οὗ ἕνεκα. » ([L'identité de la fonction et de l'action de la cause finale dans les productions naturelles et artificielles] […] est une chose particulièrement évidente si l'on prend le cas des animaux autres que l'homme, lorsqu'ils agissent sans recourir à un procédé technique, sans intention et sans réflexion préalable. C'est pourquoi les gens se demandent si c'est par intelligence ou en vertu d'une autre faculté qu'opèrent les araignées, les fourmis, etc. Si on envisage les choses par degrés il apparait nettement que même dans le cas des plantes ce qui est utile se produit en vue d'une fin, comme les feuilles sont produites pour assurer aux fruits une protection. Puisque donc l'hirondelle fabrique son nid et l'araignée sa toile par une force naturelle et en vue d'une fin, ou les plantes leurs feuilles à l'intention des fruits, et leurs racines vers le bas et non vers le haut pour atteindre la nourriture, il est évident qu'il existe une raison du même ordre [que l'intention technique] dans ce qui est produit et existe de manière naturelle. Et puisque la nature est double, en tant que matière et en tant que forme, cette dernière étant la finalité et tout existant en vue de la finalité, la nature comme forme est bien la cause, la finalité des choses.) (Arist., *Ph.* II, 8, 199a20-199a32)

Un des exemples typiques retenus par Aristote dans ce passage (d'un traité non zoologique, ce qui atteste de la popularité de la scène) est justement la construction du nid par l'hirondelle. En tant qu'opération fine d'apparence technique, à l'instar d'autres nids qui ont attisé la curiosité de Grecs, comme celui des hyménoptères (« βομβυλιοειδῆ » ; Arist., *HA* V, 24, 555a13-555a19), des alcyons et autres, cette construction répond à une logique déterminée par un objectif, comme dans le cas d'opérations humaines. Il est clair, d'après le texte, que cette construction n'est pas pour Aristote une opération articulée par un savoir technique. Reste que l'importance et la priorité de la finalité dans toutes les actions, naturelles ou techniques, ne signifie pas qu'Aristote cherche en chaque cas à identifier la finalité particulière des actions, et encore moins qu'elle guide son interprétation et est exprimée dans ses descriptions. Il est au contraire très discret sur la motivation de conduites étranges ou paradoxales, comme le matricide de scorpions (Arist., *HA* V, 26, 555a23-555a26) et de certaines araignées (Arist., *HA* V, 27, 555b8-555b18), correspondant à des pratiques effectives de cannibalisme (parfois sexuel), avec éventuellement matriphagie, comme celle observée chez *Stegodyphus dumicola* Pocock, 1898 (Seibt & Wickler 1987). Si Aristote propose des

descriptions fonctionnelles, qui interprètent le comportement comme réalisant un besoin physiologique, et des descriptions psychologiques, qui mettent en rapport la conduite avec un trait psychologique de l'animal, ces types sont minoritaires et généralement Aristote propose des descriptions qui présentent en contexte des séquences comportementales simples ou complexes sans les subordonner à un principe explicatif.

On ne peut donc invoquer, ni *a priori*, ni *a posteriori* (mis à part quelques cas comme la société des abeilles, aussi célèbres qu'atypiques dans l'exposé du naturaliste) la pression d'une idéologie ou d'une théorie finaliste sur les observations présentées. Finalisme des conduites et contexte psychologique sont des paramètres, d'une certaine façon, indépassables dans l'approche des comportements des autres animaux. La grille souvent schématique de l'efficacité adaptative et des enjeux vitaux et la théorie de l'évolution constituent le nouveau cadre théorique et « finaliste » de la description, de l'analyse et de l'observation des comportements. Loin de renoncer à l'interprétation, les écologues contemporains ne conçoivent pas d'études strictement descriptives et ils proposent, sur la base d'hypothèses préalables, des conclusions et des jugements sur les facteurs comportementaux.

Quant à l'approche psychologique, elle se manifeste essentiellement, comme dans les exemples étudiés, par des enjeux relativement simples (protection des poussins, solidarité parentale, instruction des petits…) qui sont aujourd'hui admis comme des ressorts des comportements sociaux animaux. La terminologie d'Aristote concernant les animaux et son usage de termes comme « intelligence », « affection », « jalousie », « stratagème », ou « comportement politique » peut être diversement appréciée et considérée comme un abus de langage. Mais cette communauté lexicale correspond selon nous, non pas à une projection anthropomorphique (fantasme moderne), mais à une conception inclusive au niveau de l'animalité des processus psychiques reconnus et mieux connus chez l'homme. En outre, les descriptions contemporaines de comportement, loin de supprimer le lexique psychique ou psychologique des mobiles d'action, conservent le plus souvent, et pas seulement chez les partisans de l'éthologie cognitive (qui attribue des états mentaux aux animaux), une perspective intentionnelle.

Ajoutons, pour en finir avec les biais reprochés aux descriptions aristotéliciennes qu'une de leurs limites manifeste est leur formulation généralisante. Un présupposé sensible dans l'œuvre d'Aristote est la faible variabilité inter-individuelle dans les comportements. Même si les données qu'il rapporte sont la compilation d'observations multiples, parfois sur une longue période apparemment, la généralisation à l'espèce, qui est en milieu naturel (et non humain) le niveau pertinent pour les animaux, constitue un abus. Cependant, la recherche contemporaine n'est pas à l'abri de ce travers. Les études proposent des observations finement contextualisées et quantifiées, mais les conclusions visent et souvent supposent une validité au niveau spécifique ; dans cette recherche de généralisation pour une espèce et un contexte donnés, les chercheurs sont amenés, par des biais cognitifs communs, à gommer en partie les comportements non normatifs ou déviants.

CONCLUSION

La confrontation de deux dossiers d'observations aristotéliciens sur des comportements d'oiseaux familiers aux données contemporaines en éthologie, montre l'intérêt d'une approche croisée, philologique et écologique des savoirs zoologiques anciens. Bon nombre des observations ont été validées ou du moins corroborées par des études récentes et montrent qu'il convient de prendre au sérieux le capital de données antique sur les comportements. La conduite de cette étude d'évaluation permet de mettre en lumière un certain nombre de difficultés ou de biais théoriques ou langagiers qui, imputés aux études anciennes, paraissent parfois affecter également la pratique moderne. Actuellement la démarche la plus courante en écologie procède par hypothèses et vise à analyser et interpréter l'origine et les orientations du comportement. Hormis le recours quasi constant à des procédures artificielles pour jouer sur des variables et généraliser les conclusions (les expérimentations), l'approche contemporaine se distingue essentiellement par la définition préalable d'hypothèses et l'usage de données quantifiées. Mais les rapports d'observations sont soumis aux mêmes limites cognitives et linguistiques et il peut être également difficile de discriminer les observations des interprétations et des constructions rhétoriques. Une limite de l'exercice, qui en un sens encourage à conserver pour les données antiques le crédit *a priori* de consistance que nous lui avons accordé, tient à notre connaissance encore très limitée des comportements animaux, à notre ignorance de certains facteurs en jeu (discrets, non perçus, ou non perceptibles), et à la prégnance de nos cadres et constructions théoriques.

Remerciements
Nos remerciements s'adressent aux deux relecteurs anonymes pour leurs commentaires et suggestions et aux éditeurs de ce volume pour leur invitation à y contribuer. Nous remercions également l'éditrice technique, Emmanuelle Rocklin, pour son travail de relecture et ses recommandations.

RÉFÉRENCES

SOURCES
ARISTOPHANES : voir COULON *et al.* 1928.
ARISTOTE, *De anima* : voir JANNONE & BARBOTIN 1966 ; *De partibus animalium* : voir LOUIS 1957 ; *Fragmenta* : voir GIGON 1987 ; *Historia animalium* : voir GAZA 1492 ; LOUIS 1969 ; *Physica* : voir CARTERON 1931.
ATHÉNÉE : voir DESROUSSEAUX & ASTRUC 1956.
CARTERON H. (éd.) 1931. — *Aristote. Physique*. Tome II, *Livres V-VIII*. Les Belles Lettres (Collection des universités de France Série grecque – Collection Budé ; 60), Paris, 192 p.
COULON V., IRIGOIN J. (éds) & VAN DAELE H. (trad.) 1928. — *Aristophane. Comédies.* Tome III, *Les Oiseaux – Lysistrata*. Les Belles Lettres (Collection des universités de France Série grecque – Collection Budé ; 49), Paris, 324 p.
DESROUSSEAUX (éd., trad.) & ASTRUC C. (coll.) 1956. — *Athénée. Les Deipnosophistes*. Vol.I, *Livres I et II*. Les Belles Lettres (Collection des universités de France Série grecque – Collection Budé ; 126), Paris, lxxiii + 384 p.

ELIEN : voir GARCÍA VALDÉS *et al.* 2009.
GARCÍA VALDÉS M., LLERA FUEYO L. A. & RODRÍGUEZ NORIEGA GUILLÉN L. (éds) 2009. — *Aelianus. De Natura Animalium*. De Gruyter (*Bibliotheca scriptorum Graecorum et Romanorum Teubneriana*), Berlin, 499 p. https://doi.org/10.1515/9783110973570
GAZA T. 1492. — *Aristoteles:* [*De Animalibus*:] *De Natura* [= *Historia*] *animalium*. *Aristoteles: De Partibus animalium. Aristoteles: De Generatione animalium*. Venise (Vénétie, Italie) Giovanni & Gregorio De Gregori, Sebastiano Manilio, Venise.
GIGON O. (éd.) 1987. — *Aristotelis Opera III. Librorum Deperditorum Fragmenta*. De Gruyter, Berlin, 875 p.
JANNONE A. (éd.) & BARBOTIN E. (trad.) 1966. — *Aristote. De l'âme*. Les Belles Lettres (Collection des universités de France Série grecque – Collection Budé ; 171), Paris, 217 p.
LOUIS P. (éd., trad.) 1957. — *Aristote. Parties des animaux*. Les Belles Lettres (Collection des universités de France Série grecque – Collection Budé ; 131), Paris, 360 p.
LOUIS P. (éd., trad.) 1969. — *Aristote. Histoire des animaux*. Tome III, *Livres VIII-X*. Les Belles Lettres (Collection des universités de France Série grecque – Collection Budé ; 189), Paris, 369 p.

ÉTUDES

ALCORN J. R. & RICHARDSON F. 1951. — The chukar partridge in Nevada. *Journal of Wildlife Management* 15 (3): 265-275. https://doi.org/10.2307/3797219
ARMSTRONG E. A. 1954. — The ecology of distraction display. *The British Journal of Animal Behaviour* 2 (4): 121-135. https://doi.org/10.1016/S0950-5601(54)80001-3
ARMSTRONG E. A. 1956. — Distraction display and the human predator. *Ibis* 98 (4): 641-654. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1956.tb01454.x
ARNOTT W. G. 2007. — *Birds in the Ancient World from A to Z*. Routledge, London, New York, 304 p.
BERNARD-LAURENT A., ANCEAU C., FAIVRE T., SERRES J. P. & TANGIS S. 2017. — The reproductive biology of the Rock Partridge *Alectoris graeca saxatilis* in the southern French Alps: first evidence of double-nesting behaviour. *Bird Study* 64 (4): 513-522. https://doi.org/10.1080/00063657.2017.1411463
BINAZZI R., ZACCARONI M., NESPOLI A., MASSOLO A. & DESSI-FULGHERI F. 2011. — Anti-predator behaviour of the red-legged partridge *Alectoris rufa* (Galliformes: Phasianidae) to simulated terrestrial and aerial predators. *Italian Journal of Zoology* 78 (1): 106-112. https://doi.org/10.1080/11250003.2010.509136
BULIT F., PALMERIO A. G. & MASSONI V. 2008. — Differences in rates of nest-visitation and removal of faecal sacs by male and female White-rumped Swallows. *Emu* 108 (2): 181-185. https://doi.org/10.1071/mu07068
BYL S. 1980. — *Recherches sur les grands traités biologiques d'Aristote : sources écrites et préjugés*. Palais des Académies (Mémoires de la Classe de Lettres de l'Académie royale de Belgique 2e série ; LXIV/3), Bruxelles, 418 p.
BYL S. & SCHOULS S. 1990. — Quelques préjugés d'Aristote en ichtyologie et leur survivance chez certains de ses successeurs jusqu'au XVIIIe siècle. *Revue belge de Philologie et d'Histoire* 68 (2): 305-314. https://doi.org/10.3406/rbph.1990.3711
CASAS F., MOUGEOT F. & VINUELA J. 2009. — Double-nesting behaviour and sexual differences in breeding success in wild Red-legged Partridges *Alectoris rufa*. *Ibis* 151 (4): 743-751. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00958.x
ČERNÝ M. & ŠÁLEK M. 2020. — Anti-predator function of not covering eggs in the initial phase of nesting in Grey Partridge *Perdix perdix*: a field experiment. *Bird Study* 67 (1): 104-108. https://doi.org/10.1080/00063657.2020.1780194
ČERNÝ M., RYMEŠOVÁ D. & ŠÁLEK M. 2018. — Switches in covering of eggs in grey partridge *Perdix perdix* clutches during laying and incubation. *Folia Zoologica* 67 (3-4): 154-157. https://doi.org/10.25225/fozo.v67.i3-4.a6.2018
CLUTTON-BROCK T. H. 1991. — *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press (Monographs in Behavior and Ecology; 10), Princeton NJ, 368 p. https://doi.org/10.1515/9780691206981
DANCHIN É., GIRALDEAU L. A. & CÉZILLY F. 2021. — *Écologie comportementale : cours et questions de réflexion*. Dunod (Sciences Sup), Paris, 672 p.
FANG Y. T., TUANMU M. N. & HUNG C. M. 2018. — Asynchronous evolution of interdependent nest characters across the avian phylogeny. *Nature Communications* 9 (1863): 1-8. https://doi.org/10.1038/s41467-018-04265-x
FRAMOND L. DE, BRUMM H., THOMPSON W. I., DRABING S. M. & FRANCIS C. D. 2022. — The broken-wing display across birds and the conditions for its evolution. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 289 (1971): 20220058. https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0058
GLÜCK E.1988. — Why do parent birds swallow the feces of their nestlings? *Experientia* 44: 537-539. https://doi.org/10.1007/BF01958943
GONTIER T. 1999. — Aristote et la tradition zoologique hellénique, *in* GONTIER T., *L'Homme et l'Animal*. Presses universitaires de France (Philosophies), Paris: 7-37. https://doi.org/10.3917/puf.gonti.1999.01
GOODWIN D. 1953. — Observations on voice and behaviour of the red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ibis* 95 (4): 581-614. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1953.tb01890.x
GRENE M. 1972. — Aristotle and modern biology, *in* BOAS G. (éd.), Festschrift for Philip P. Wiener. *Journal of the History of Ideas* 33 (3): 395-424. https://doi.org/10.2307/2709043
HAUSFATER G. & BLAFFER HRDY S. (éds) 2017. — *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. Routledge, London, 640 p. https://doi.org/10.4324/9780203788608
HUMPHREYS R. K. & RUXTON G. D. 2020. — Avian distraction displays: a review. *Ibis* 162 (4): 1125-1145. https://doi.org/10.1111/ibi.12814
HURD P. L., WEATHERHEAD P. J. & MCRAE S. B. 1991. — Parental consumption of nestling feces: good food or sound economics? *Behavioral Ecology* 2 (1): 69-76. https://doi.org/10.1093/beheco/2.1.69
JENKINS D. 1961a. — Social behaviour in the partridge *Perdix perdix*. *Ibis* 103a (2): 155-188. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1961.tb02431.x
JENKINS D. 1961b. — Population control in protected partridges (*Perdix perdix*). *The Journal of Animal Ecology* 30 (2): 235-258. https://doi.org/10.2307/2296
JOLY R. 1968. — La biologie d'Aristote. *Revue philosophique de la France et de l'étranger* 158: 219-253.
KITAMURA W., FUJITA G. & HIGUCHI H. 2011. — Barn swallow (*Hirundo rustica*) parents use past information to decide on food provisioning to the brood, but not to decide on allocation within the brood. *Journal of Ethology* 29 (3): 409-417. https://doi.org/10.1007/s10164-011-0271-3
KOENIG W. D. & DICKINSON J. L. (éds) 2004. — *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*. Cambridge University Press, New York, Cambridge, 293 p. https://doi.org/10.1017/CBO9780511606816
LABARRIÈRE J.-L. 2000. — Raison humaine et intelligence animale dans la philosophie grecque, *in* JENN J.-M. (éd.), Les animaux pensent-ils ? *Terrain. Anthropologie & Sciences humaines* 34 (mars): 107-122. https://doi.org/10.4000/terrain.996
LENNOX J. G. 2001. — *Aristotle's Philosophy of Biology: Studies in the Origins of Life Science*. Cambridge University Press, Cambridge, 321 p.
LENNOX J. G. 2018. — Aristotle, dissection, and generation: experience, expertise, and the practices of knowing, *in* FALCON A. & LEFEBVRE D. (éds), *Aristotle's Generation of Animals: A Critical Guide*. Cambridge University Press, Cambridge: 249-272. https://doi.org/10.1017/9781316459386.015
LEONARD M. & HORN A. 1996. — Provisioning rules in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38 (5): 341-347. https://doi.org/10.1007/s002650050250

LLOYD G. E. R. 1966. — *Polarity and Analogy: Two Types of Argumentation in Early Greek Thought*. Cambridge University Press, Cambridge, vi + 504 p.
LLOYD G. E. R. 1983. — *Science, Folklore, and Ideology: Studies in the Life Sciences in Ancient Greece*. Cambridge University Press, Cambridge ; New York, xi + 260 p.
LUKAS D. & HUCHARD E. 2019. — The evolution of infanticide by females in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences* 374 (1780): 1-9. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0075
MANQUAT M. 1932. — *Aristote naturaliste*. Librairie philosophique J. Vrin (Cahiers de philosophie de la nature ; 5), Paris, 128 p.
MAX-PLANCK-GESELLSCHAFT (éd.) 2002. — *Longevity Records Life Spans of Mammals, Birds, Amphibians, Reptiles, and Fish*. Table 2, *Record Life Spans (Years) of Birds*. https://www.demogr.mpg.de/longevityrecords/0303.htm, dernière consultation le 18 janvier 2024.
MØLLER A. P. 1982. — Clutch size in relation to nest size in the swallow *Hirundo rustica*. *Ibis* 124 (3): 339-343. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1982.tb03780.x
OWENS I. P. F. 2002. — Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences* 357 (1419): 283-293. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0929
PAPOULIS D., TZORTZAKAKI O., AVRAMIDIS P., MENTIS P., LAMPROPOULOU P. & ILIOPOULOS G. 2018. — Mineralogical and textural characteristics of nest building geomaterials used by three sympatric mud-nesting hirundine species. *Scientific Reports* 8 (11050): 1-13. https://doi.org/10.1038/s41598-018-29307-8
PELLEGRIN P. 1985. — *La classification des animaux chez Aristote. Statut de la biologie et unité de l'aristotélisme*. Les Belles Lettres (Études anciennes), Paris, 220 p.
PETIT G. & THÉODORIDÈS J. 1962. — *Histoire de la zoologie des origines à Linné*. Hermann, Paris, 360 p.
PREUS A. 1975. — *Science and Philosophy in Aristotle's Biological Works*. Georg Olms (Studien und Materialien zur Geschichte der Philosophie. Kleine Reihe ; 1), Hildesheim, New York, 404 p.
RANDS M. R. W. 1986. — Effect of hedgerow characteristics on partridge breeding densities. *Journal of Applied Ecology* 23 (2): 479-487. https://doi.org/10.2307/2404030
RANDS M. R. W. 1988. — The effect of nest site selection on nest predation in grey partridge *Perdix perdix* and red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ornis Scandinavica* 19 (1): 35-40. https://doi.org/10.2307/3676525
SACCHI R., SAINO N. & GALEOTTI P. 2002. — Features of begging calls reveal general condition and need of food of barn swallow (*Hirundo rustica*) nestlings. *Behavioral Ecology* 13 (2): 268-273. https://doi.org/10.1093/beheco/13.2.268
SAINO N., NINNI P., INCAGLI M., CALZA S., SACCHI R. & MØLLER A. P. 2000. — Begging and parental care in relation to offspring need and condition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *American Naturalist* 156 (6): 637-649. https://doi.org/10.1086/316996
SEIBT U. & WICKLER W. 1987. — Gerontophagy *versus* cannibalism in the social spiders *Stegodyphus mimosarum pavesi* and *Stegodyphus dumicola* Pocok. *Animal Behaviour* 35 (6): 1903-1905. https://doi.org/10.1016/s0003-3472(87)80087-8
SOLER J. J., CUERVO J. J., MØLLER A. P. & LOPE F. DE 1998. — Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Animal Behaviour* 56 (6): 1435-1442. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0938
SPANÓ S. & CSERMELY D. 1985. — Male brooding in the red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Bollettino di Zoologia* 52 (3-4): 367-369. https://doi.org/10.1080/11250008509440541
SPENCER K. A. 2005. — The effects of body state on nest sanitation and provisioning effort in breeding barn swallows (*Hirundo rustica*). *Canadian Journal of Zoology* 83 (10): 1360-1364. https://doi.org/10.1139/z05-122
VILLEVEYGOUX I. 2015. — Marques au fer et amulettes : identifier et protéger les animaux, *in* CAM M.-T. (éd.), *La médecine vétérinaire antique : sources écrites, archéologiques, iconographiques*. Presses universitaires de Rennes (Histoire), Rennes: 45-55. https://doi.org/10.4000/books.pur.25519
WEATHERHEAD P. J. 1984. — Fecal sac removal by tree swallows: the cost of cleanliness. *The Condor* 86 (2): 187-191. https://doi.org/10.2307/1367039
ZUCKER A. 2017. — Sur un prétendu anthropomorphisme aristotélicien en zoologie. Le « modèle » humain en anatomie comparée. *Revue des Études grecques* 130 (1): 43-71. https://doi.org/10.3406/reg.2017.8439

Soumis le 30 août 2023 ;
accepté le 15 janvier 2024 ;
publié le 16 février 2024.