

# Des animaux en tout genre

*Michel Kreutzer*

**Résumé** – L'attention portée par les auteur(e)s à la construction d'exemples types et leur grand intérêt pour la procréation ont fait du sexe le descripteur majeur de la vie sociale des animaux. Pourtant, cette dernière voit s'entremêler actes de coopération et conflits d'intérêts, et les individus y épousent une grande variété de rôles, ce qui excède ce niveau d'appréhension. En fait, chez l'animal comme chez l'humain, le sexe n'apparaît pas comme un indicateur fiable des activités parentales des individus, de leurs statuts hiérarchiques et de leurs orientations sexuelles. La notion de genre paraît bien autrement appropriée pour rendre compte de la diversité de ces comportements.

**Mots clés** – comportement animal, genre, sexe, pouvoir, conflit, coopération, rôle social, hédonisme

## **Title – Studying gender in animals**

**Abstract** – As a result of researchers' focus on constructing prototypical examples and their extreme interest in procreation, sex has been treated as the primary feature of the social life of animals. However, in that social life acts of cooperation and conflicts of interest are intermingled, and individual animals embrace a wide variety of social roles, going well beyond the specifically sexual. In fact, in animals as in humans sex does not seem to be a reliable indicator of individual parenting behavior, of individuals' status in the social hierarchy, or of sexual orientation. The notion of gender seems far more appropriate to understand the diversity of behaviors among animals.

**Keywords** – animal behavior, gender, sex, power, conflict, cooperation, social role, hedonism

**Assigner un sexe**, mâle ou femelle, à un individu pour définir sa morphologie, sa physiologie, son comportement, voire son rôle social typique, ne connaît pas que des succès en biologie et en éthologie. La vie sociale et de relation des animaux comporte en effet des activités sexuées non reproductrices pour toutes et tous, ainsi que des activités de dominance apportant du pouvoir et des avantages à des individus en particulier. Pour l'appréhender, d'autres descripteurs sont à l'évidence nécessaires. En l'occurrence, la notion de genre, quoiqu'issue des sciences sociales, qui en circonscrivent la validité à l'humain, se révèle particulièrement pertinente lorsqu'on l'applique à l'animal [Roughgarden, 2004 ; Kreutzer, 2012].

### **Les exemples « types » de comportements spécifiques et la dualité « mâle-femelle » masquent la diversité des faits**

Deux facteurs rendent compte de la surestimation dont, selon nous, les exemples « types » ont fait l'objet dans l'étude des comportements animaux. D'une part, la prospérité qu'ils ont connue dans les classifications et descriptions zoologiques. D'autre part, le rôle prééminent accordé à la génération sexuée d'êtres vivants, cette procréation communément dite reproduction<sup>1</sup>. Dans un premier temps, nous allons voir comment, par le passé, ces deux faits ont occulté d'autres façons de concevoir les choses.

#### *Faits et concepts en sciences de la nature et en éthologie*

Les sciences de la nature se sont retrouvées prisonnières d'un paradigme qui a contribué à leur succès : la notion d'exemple type, ou de « typicalité » – selon le terme usité par les sciences cognitives [Rosch *et al.*, 1975]. Pour définir les espèces animales, les naturalistes ont en effet établi les caractéristiques typiques de chacune d'elles : sa morphologie, son squelette, son organisation interne, sa physiologie et, depuis un certain temps déjà, sa formule chromosomique dite caryotype (*cf.* chapitre de Joëlle Wiels), mais aussi son habitat et ses mœurs. La typicalité d'une espèce désigne les éléments qui lui sont propres, et la comparaison de cette typicalité avec celle d'autres espèces permet de prendre en compte des différences mais aussi des proximités, voire des similarités. Il a donc été loisible d'opérer un classement en termes d'espèces proches ou éloignées, et de construire une systématique dont les évolutionnistes, après l'avoir transformée en « arbre » phylétique, ont su tirer un argument de poids pour leurs thèses.

---

<sup>1</sup> Il convient de noter que le terme de reproduction présente une ambiguïté du fait de son caractère polysémique (*cf.* chapitre de Evelyne Peyre I). Il est utilisé aussi bien pour désigner la production d'organismes vivants à l'identique, tel que le permet le mécanisme asexué de la mitose, que pour la génération d'êtres similaires, comme le permet la procréation de nouveaux êtres vivants *via* la méiose, la production de gamètes et les croisements d'individus.

La mission des muséums d'« histoire naturelle » ayant de tout temps consisté à entretenir et à élargir les collections de spécimens dont ils sont les dépositaires et les gardiens, ainsi qu'à caractériser et à classer des espèces nouvellement découvertes par rapport à celles qui sont déjà connues, le succès de leur travail doit beaucoup à la typicalité.

Mais si la systématique présente l'avantage de construire de la visibilité, son principe de parcimonie a l'inconvénient d'induire une simplification de la diversité qui règne entre les individus d'une même espèce, pour bien souvent ne reconnaître qu'une seule dualité, celle qui oppose les mâles et les femelles. Ce faisant, elle efface non seulement une grande variété de différences entre les individus de même sexe, mais aussi nombre de similarités entre individus de sexe différent.

Il faut certes reconnaître que les caractéristiques morphologiques, physiologiques et comportementales se prêtent souvent à une simplification aboutissant à une typicalité duelle entre mâles et femelles. Par exemple, chez de nombreuses espèces d'oiseaux passériformes (comme les passereaux), seuls les mâles chantent ; chez certains oiseaux rapaces, les femelles sont plus grandes que les mâles ; chez des prosimiens (primates archaïques), elles dirigent et organisent les déplacements des groupes. Du point de vue physiologique, les femelles mettent bas et allaitent chez la plupart des mammifères placentaires, et elles pondent les œufs chez les oiseaux (*cf.* chapitre de Evelyne Peyre I).

Il peut donc être tentant de considérer le sexe comme le trait qui détermine non seulement l'origine de variétés physiologiques et morphologiques, mais aussi celle de tous les rôles sociaux, ce qui conduit à rechercher comment des différences organiques accompagnent celles qui se manifestent dans les aspects comportementaux, les émotions et autres processus cognitifs et affectifs.

La théorie « objectiviste » [Lorenz, 1967 ; Tinbergen, 1971] est allée bien loin en ce sens. En visant à faire du comportement une caractéristique spécifique, ces auteurs ont cru pouvoir avancer qu'au sein d'une espèce, lors des parades de cour, mâles et femelles présentaient chacun, dans le registre de leur sexe, des comportements très stéréotypés, peu variables d'un individu à un autre. Leur thèse se fondait sur la présupposition d'une origine innée, génétiquement programmée, des schèmes moteurs, qu'ils définissaient comme l'« instinct ». Ainsi le comportement, au même titre que l'anatomie et la physiologie, était propre à chaque espèce – un marqueur spécifique en quelque sorte. On pourrait résumer ce point de vue de la manière suivante : dis-moi quel est ton comportement et je te dirai si tu es un mâle ou une femelle, et de quelle espèce.

Cette conception se voulait dans la droite ligne de la théorie darwinienne qui postule que le mental, comme la morphologie et la physiologie, est un produit de l'évolution. Cependant, elle s'en éloignait en négligeant un point crucial : l'évolution n'est possible que parce qu'au sein d'une même espèce certains individus auront plus de descendants que d'autres. En effet, la morphologie, la physiologie et les comportements des uns et des autres présentant des différences, certains de ces traits se révèlent être des avantages dans certaines circonstances offertes par le milieu vital. Les individus qui les possèdent se trouvent dès lors mieux adaptés que d'autres. Les différences interindividuelles prennent évidemment ici une grande valeur pour les sciences de la vie, et de nombreux darwiniens ont tiré de cette observation le principe que la diversité des individus et de leurs traits constitue des ressources potentielles de compétences, d'adaptation et d'évolution.

La *behavioural ecology* [Krebs *et al.*, 1978] a fait de la prise en compte de cette diversité un point déterminant, à la fois dans sa critique de l'objectivisme et dans l'élaboration de sa théorie. Elle a par ailleurs développé une théorie de l'optimisation des comportements fondée sur une métaphore qui a introduit les sciences économiques et sociales en éthologie : l'animal est conçu comme un agent qui gère un « budget temps-énergie » afin d'optimiser des bénéfices et de minimiser des coûts. À ce jeu-là, et dans les milieux particuliers que propose la nature et que les animaux ne peuvent ni prévoir ni contrôler, certains individus, ceux qui sont à même d'assurer une gestion efficace de leur budget temps-énergie, auront plus de chances que d'autres de survivre et de se reproduire, donc d'avoir plus de descendants. Ainsi, une évolution se réaliserait grâce à l'existence de ces différences.

Fini l'individu moyen, typique de tous les autres : une conception évolutive n'est désormais envisageable qu'à la condition de prendre en compte la diversité des individus. Aujourd'hui, l'étude dite de « la personnalité des animaux » [Dingemanse *et al.*, 2005] pousse les recherches dans cette direction. Cette attention portée au particulier et au singulier s'apparente à celle que connaît la psychologie humaine, où, à côté d'une psychologie générale, se déploie une psychologie non seulement différentielle, mais aussi du singulier et du particulier.

#### *Conceptualisation savante mais aussi profane*

Les sciences de la nature ne sont cependant pas les seules à avoir eu recours à la conception d'individus types. Les sciences cognitives ont bien montré que nos représentations spontanées et profanes se construisent selon des processus qui font appel à ce qu'elles nomment la « typicalité » [Rosch *et al.*, 1975]. Comment élaborons-nous nos catégories mentales, d'objets (chaise, fleur...), d'événements (orage, vacances...), de sujets (femme, homme...)? La psychologie cognitive nous a appris que, grâce à la typicalité, ces catégories se construisent

autour de spécimens particuliers (dits prototypes), considérés comme plus représentatifs que d'autres [Lakoff, 1987]. Les « prototypes » de chaque catégorie sont parfois spécifiques à chacun d'entre nous, mais ils peuvent aussi être partagés par un ensemble d'individus et faire consensus. On conçoit dès lors comment s'échafaudent des représentations sociales telles que celles de la masculinité et de la féminité. Certaines caractéristiques d'un prototype forment un schéma de base, un « patron » en quelque sorte, qui va servir de cadre et d'assise aux processus mentaux pour identifier les objets, événements, sujets que nous rencontrons. C'est la confrontation avec ces « prototypes » qui permet d'assigner ces objets, événements, sujets à une catégorie mentale existante.

Notons cependant que plus des objets, des événements, des sujets sont éloignés des prototypes que nous avons construits, plus il devient difficile de les identifier et de les intégrer dans des catégories existantes. Il est banal de s'interroger sur le fait de savoir si ceci ou cela est véritablement de la musique, de la danse, un arbre ou un arbuste, un nuage ou de la fumée.

En outre, si nos systèmes cognitifs nous entraînent vers des jugements de typicalité fondés sur des constructions personnelles ou des normes socialement partagées, savantes et profanes, qui ont elles-mêmes pour base des prototypes servant d'attracteurs, ces jugements risquent de s'en trouver biaisés. Nombre d'entre nous placent ainsi spontanément les chauves-souris parmi les oiseaux, tant la caractéristique profane « animal qui vole » l'emporte sur l'analyse plus savante qui les classe parmi les mammifères ; de la même façon, les dauphins, fusiformes et qui vivent dans l'eau, sont parfois assimilés aux poissons.

Les manières de penser, les représentations, tant individuelles que collectivement partagées, constituent des convictions et des consensus difficilement dépassables, quand bien même une lucidité salutaire nous rappellerait que ni la conviction ni le consensus ne sont-synonymes de vérité et de certitude.

### **L'animal est aussi un être hédonique**

Pour l'essentiel, les sciences de la nature conçoivent l'animal selon deux points de vue : l'un est dit proximal, l'autre ultime. L'approche proximale est typique des neurosciences et de la psychophysiologie ; elle consiste à étudier les mécanismes biologiques qui sous-tendent les activités observées. Le rôle des hormones, des circuits nerveux, des neurotransmetteurs, de la neurochimie cérébrale, est alors perçu et analysé comme la cause des comportements. L'approche ultime est typique de la *behavioural ecology* et de la *sociobiology* ; l'individu est ici conçu comme une structure éphémère, qui, avant de disparaître, cherche à se maintenir en vie et à générer d'autres êtres. En d'autres termes, le vivant est considéré comme animé par

des flux de gènes qui se recombinent à chaque génération et produisent de nouveaux individus. À ce jeu, certains organismes sont meilleurs que d'autres, car leurs gènes les dotent de compétences leur permettant, compte tenu d'un environnement particulier, de développer des stratégies qui optimisent la transmission de ces gènes au détriment des autres.

Tandis que les sciences de la vie délibèrent sur ces approches, remarquons qu'elles font carrément l'impasse sur la psychologie animale. Cependant, la compréhension de la vie de relation de l'animal nécessite que non seulement ses comportements soient interrogés d'un point de vue proximal et ultime, mais aussi ses processus cognitifs et les plaisirs ou déplaisirs qu'il éprouve ; il est indispensable de se référer à sa psychologie et à sa vie hédonique.

Les études de Charles Darwin sur les émotions [1872] ont mis en évidence des continuités entre l'animal et l'humain. Dans cette ligne de pensée, le behaviorisme de Burrhus Skinner [1969] a montré, tant chez l'animal que chez l'homme, que nombre de comportements du jeune et de l'adulte proviennent d'apprentissages au cours desquels les sujets lient la perception de stimuli à des réponses motrices sous le contrôle de récompenses et de punitions. D'autre part, des découvertes très importantes en neurosciences ont permis de mettre en évidence que les mêmes structures nerveuses sont responsables des processus de récompense chez l'animal et l'humain. James Olds et Peter Milner [1954] ont notamment réalisé des recherches « pionnières » démontrant que des rats (*Rattus norvegicus*) sont capables, jusqu'à l'épuisement, d'appuyer sur un bouton qui délivre des impulsions électriques dans des zones précises de leur cerveau, comme le septum ou l'hypothalamus latéral. D'autres auteurs [Bishop *et al.*, 1963] ont utilisé chez des humains cette technique (dite d'autostimulation) en utilisant des électrodes intracérébrales lors d'opérations chirurgicales visant à réduire des tumeurs. Ces auteurs ont établi que, comme chez le rat, l'hypothalamus latéral est chez l'homme un centre clé des sensations de plaisir, de satisfaction et de récompense. Une série de stimulations intracérébrales provoquent chez lui le désir de les poursuivre, et, sans toutefois provoquer d'orgasme, elles s'accompagnent souvent d'un éveil sexuel associé à des sensations de satisfaction. Ces circuits ont depuis lors été très bien étudiés sous le nom de circuits de récompense ; quelles que soient les espèces, ils sont très importants lors des apprentissages.

À l'instar de l'humain, l'animal éprouve non seulement des émotions, mais encore des satisfactions et des insatisfactions, des plaisirs et des déplaisirs, et il possède une vie affective. C'est là un fait maintenant bien établi que rapportent de nombreux travaux et ouvrages [Panksepp, 1998 ; Balcombe, 2006 ; Bekoff, 2007]. Parmi les satisfactions éprouvées par l'animal, on dénombre, outre les « affects » que lui procurent des fonctions élémentaires, son

alimentation et sa vie sexuelle, celles que lui procure son environnement physique et social. Ainsi que le notent, études à l'appui, Kent Berridge et Morten Kringelbach [2008, p. 459] :

Les plaisirs que procure la vie sociale chez des animaux autres que les humains pourraient être non seulement conçus comme identifiables à des plaisirs sensoriels basiques, mais aussi, chez certaines espèces, à des phénomènes plus abstraits. Le plaisir social inclut chez l'animal et l'humain des fonctions sensorielles telles que la perception visuelle des visages, les perceptions tactiles de toilettage et de caresse, ainsi que des activités plus abstraites et cognitives liées aux récompenses sociales.<sup>2</sup>

Le bien-être animal est aujourd'hui un sujet d'étude courant, particulièrement en ce qui concerne les animaux domestiques et d'élevage. Mais de nombreuses recherches vont bien plus loin. Le lien entre plaisir et vie sociale a récemment été mis en évidence, par exemple dans des situations de jeu chez le rat ou de chant chez l'oiseau. Une sécrétion d'opiacés endogène est en effet fortement corrélée à des activités de jeu chez de jeunes rats [Ikemoto *et al.*, 1999], ce qui implique que des sensations de plaisir soient alors présentes. Chez l'oiseau, chanter peut être une source de plaisir. Les mâles de l'espèce Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) émettent des chants particuliers, dits « dirigés », pour courtiser des femelles, et des chants différents, dits « non dirigés », quand ils chantent seuls. Erina Hara *et al.*, [2007], ainsi que Ya-Chun Huang et Neal Hessler [2008], ont montré que dans le VTA, aire tegmentale associée aux récompenses, les neurones sont plus actifs durant les chants dirigés que durant les chants non dirigés. Ainsi, en situation sociale, les circuits de récompense sont plus activés. Ces résultats confirment l'idée selon laquelle, chez beaucoup d'espèces sinon chez toutes, des émotions positives accompagnent différentes situations sociales [Balcombe, 2006]. Comme c'est le cas pour la vie humaine, il n'est décidément plus possible de concevoir la vie animale sans expériences hédoniques.

### **La vie sociale, le pouvoir et la capacité à générer *via* le sexe**

#### Le mécanisme de génération sexuée et le sexe

Revenons maintenant à la question de savoir si le sexe est la clé de la vie sociale des animaux, ou s'il s'impose de mettre plus en avant d'autres phénomènes.

Tous les organismes vivants naissent et sont issus d'autres organismes, mais ils ne peuvent pas se maintenir éternellement en vie : ils meurent. Cependant, il existe toujours du vivant sur cette planète. Selon les biologistes, en effet, les individus assurent trois fonctions essentielles.

---

<sup>2</sup> « Social pleasures in animals other than humans might be conceived as essentially similar to basic sensory pleasures or conceivably even in some nonhuman species as something more abstract. Social pleasure includes sensory visual features such as faces, touch features of grooming and caress, as well as in humans more abstract and cognitive features of social rewards. »

Ils doivent être capables de se maintenir en vie ; c'est l'auto-organisation, dont l'alimentation est une caractéristique essentielle. Ils doivent ensuite pouvoir assurer la régulation de leur fonctionnement interne et de leur vie de relation avec le milieu physique et social ; c'est l'autorégulation, dont les systèmes nerveux, hormonaux et génétiques sont des éléments essentiels. Enfin, les animaux génèrent du vivant, par mode sexué le plus souvent. On voit immédiatement l'importance du sexe : sans lui, pas de vie possible pour la plupart des espèces.

En biologie animale, le sexe désigne donc fondamentalement un mode de production d'êtres similaires, cette procréation s'oppose à la reproduction asexuée, qui produit de l'identique. La production sexuée de nouveaux êtres nécessite de fabriquer des gamètes, ovules et spermatozoïdes ; puis ces gamètes doivent se rencontrer pour former une cellule œuf, qui permettra le développement d'un nouvel organisme (*cf.* chapitre de Evelyne Peyre I). Des organismes fabriquent et véhiculent ces gamètes, et les mettent en contact. On nomme « mâles » ceux qui portent les spermatozoïdes, et « femelles » ceux qui portent les ovules.

Cependant, à peine a-t-on posé ce distinguo essentiel que les choses se compliquent : non seulement certains individus peuvent, à un certain moment, être porteurs d'ovules, et à un autre, de spermatozoïdes (on dit alors qu'ils changent de sexe), mais encore d'autres portent à la fois des spermatozoïdes et des ovules (on dit alors qu'ils sont hermaphrodites).

En outre, le terme de sexe peut avoir bien d'autres acceptions qui ne sont pas toutes concordantes. S'il se décline le plus souvent en termes de mâles et de femelles appliqués à des organismes qui vont permettre à leurs gamètes de se combiner, il est également utilisé dans des domaines aussi divers que l'anatomie, la physiologie, les activités sociales, parentales, reproductrices, les orientations sexuelles, etc., où il désigne alors des individus et des activités, c'est-à-dire bien autre chose que ce qui est à l'œuvre dans la production de nouveaux êtres par voie sexuée.

En éthologie, voire en psychologie animale et humaine, on a souvent recours aux termes « mâle » et « femelle » pour définir, outre des types de comportement, des processus mentaux qui sont liés aux appariements et aux comportements parentaux [Danchin *et al.*, 2005]. Le vivant est alors conçu comme animé par un programme sexué, répondant à un ordre de la nature qui tend à produire du similaire et à transmettre. Une grande partie de la vie sociale apparaît comme assujettie à cette production, ou procréation, d'êtres nouveaux, *via* les interactions d'agents dont la caractéristique principale est répartie en deux catégories : les mâles et les femelles. Cependant la réalité s'avère autrement plus complexe.

*Pouvoir, emprise et vie de relation*

L'étude de la vie sociale des animaux, notamment celle des primates, a très rapidement mis l'accent sur les relations de pouvoir, à savoir la prééminence de certains individus sur les autres. Cette dominance apparaît souvent comme le résultat de conduites agressives, de manifestations d'intimidation. Les observateurs ont ainsi été conduits à décrire les « sociétés animales » comme des organisations hiérarchiques, dans lesquelles, grâce à un rang élevé, des individus contrôlent les activités des autres et se procurent des avantages, notamment pour se nourrir et copuler. On parle aussi de *leadership* lorsqu'un individu, mâle ou femelle, est suivi par les autres ou fait preuve d'autorité lors des déplacements en groupe ou lors de la recherche de nourriture.

Mais dans la vie des animaux comme dans la nôtre, le pouvoir ne consiste pas seulement à dominer les autres ; il se décline aussi en termes de possession. Alors que la domination s'exerce sur des individus, la possession porte sur des biens, des objets, de l'espace. C'est ainsi que chez des espèces qui ne vivent pas en grands groupes sociaux mais en couple, ce qui est le cas de nombreux oiseaux, des individus s'emparent d'espaces, appelés territoires, dont ils excluent leurs congénères. Ces espaces, souvent établis et défendus par les mâles, constituent aussi des réserves de nourriture, des lieux de reproduction et d'élevage des jeunes. Dans cette perspective, le pouvoir peut être considéré comme une fonction relevant des propriétés fondamentales du vivant, c'est-à-dire : se conserver, s'organiser et produire des êtres nouveaux. De ce point de vue, la vie sociale prend la forme de conflits d'intérêts entre les individus.

#### Coopération et entraide

Parallèlement, les éthologues ont toujours décrit chez les animaux des phénomènes de coopération entre individus. Et cela, non seulement entre mâles et femelles, au sein des couples, pour produire et élever les jeunes, conserver des espaces, mais encore au sein de grands groupes sociaux. Dans certaines organisations de primates, on observe des comportements d'apaisement et de réconciliation qui permettent à des individus de renouer des liens après un conflit [Cords *et al.*, 2000 ; Thierry *et al.*, 2008]. La vie en groupe ne peut supporter des conflits permanents entre individus. Se déplacer, se préserver des prédateurs, éviter la rivalité entre congénères nécessite une cohésion d'ensemble et implique la réduction des antagonismes et la coopération. Du reste, pour mieux asseoir leur pouvoir, les individus peuvent aussi choisir de contracter des alliances et de s'assurer des coopérations. L'union fait la force, et elle permet de mieux gérer les conflits d'intérêts. C'est la communication entre les individus qui assure alors la régulation des coopérations et des conflits.

Les comportements dits « altruistes », où un individu va en partie sacrifier ses chances de survie et de reproduction au profit d'un autre, constituent un remarquable exemple de coopération et d'entraide. Bien que nombre d'expérimentations et d'observations corroborent la conception de William Hamilton [1964a, 1964b] qui soutient que l'altruisme trouve son origine dans le fait que la diminution des chances de survivre et d'engendrer de certains individus s'exerce au profit d'individus apparentés, il est des cas où des individus sont altruistes au profit de non apparentés. Pour quelle raison ? En échange d'une aide en retour ? Des éthologues étudient aujourd'hui la sociabilité des animaux, et particulièrement celle des primates, afin de vérifier si des échanges de biens (nourriture) et de services (épouillage) sont réalisés avec un souci de réciprocité [Dufour *et al.*, 2009]. Une réponse affirmative nous conduirait à postuler l'existence d'une certaine forme de rationalité.

Au titre des coopérations chez l'animal, Joan Roughgarden [2009, 2012, p. 150] décrit les « transactions reproductives ». Ces relations s'inscrivent dans un contexte d'« iniquité de distribution », ce terme, que notre auteur emprunte aux économistes, regroupant toutes les inégalités en matière d'occasions de reproduction dues à des variations dans les territoires : exposition aux prédateurs, disponibilité en nourriture et en eau, équilibre entre zones ensoleillées et ombragées. Cette iniquité évolue en fonction de l'hérédité, de l'âge, des capacités et de la chance de chaque individu.

La démonstration de Roughgarden, pour la formuler en ses propres termes, nous dit donc que les « transactions reproductives » supposent que certains individus contrôlent des occasions de reproduction et les autres non, et que les premiers consentent à concéder aux seconds une partie de ces occasions en contrepartie d'un travail les aidant dans leur propre activité reproductrice. Le groupe social est ainsi constitué d'« employeurs » et d'« aides », fonctionnant en équipe, comme peut le faire une entreprise ou un ménage.

À partir de ces principes, Roughgarden [2009, 2012] a établi une théorie de la sélection sociale visant à supplanter celle de la sélection sexuelle mise au point par Darwin [1871] et défendue par nombre de ses successeurs. Cette thèse lui permet de décrire la grande diversité des rôles sociaux et sexuels lors de la reproduction sous l'angle d'une coopération plutôt que sous celui de conflits.

### **Certains rôles sociaux relèvent précisément du genre**

Quand l'anthropologie étudie la masculinité et/ou la féminité, la distribution des rôles parentaux, l'orientation sexuelle, la hiérarchie entre les hommes et les femmes, on dit qu'elle interroge le genre. En revanche, dès lors que ces mêmes propriétés sociales sont étudiées chez

les animaux, la notion de genre est très généralement écartée. Pourtant, dès lors qu'on aborde l'étude de la diversité des fonctions sociales, des activités coopératives et conflictuelles entre « mâles » et « femelles », ou des comportements parentaux, elle semble prendre tout son sens. Et de fait, un certain nombre d'activités sociales des animaux ne sauraient être décrites en faisant référence aux seules notions de mâle et de femelle. Nous allons en passer quelques exemples en revue.

### Comportements parentaux

Quelles soient de type monogame ou polygame (polygynes ou polyandres), ces structures permettent une grande variété de comportements parentaux. Chez un très grand nombre d'espèces, il n'existe pas de comportement maternel ou paternel prédéfini. Par exemple, chez les poissons d'eau douce, on rencontre le plus fréquemment la monogamie avec des soins biparentaux. Mais chez les poissons marins, dans les cas où on peut observer des soins parentaux, ils sont le fait des mâles. Chez les oiseaux, la majorité des espèces sont monogames, avec beaucoup de soins biparentaux. Chez les mammifères, dans la majorité des cas, les structures sont polygames. Les femelles allaitent, et une grande majorité d'entre elles s'occupent des petits. Mais des mâles peuvent participer : chez les carnivores et les primates, on relève des soins paternels dans presque un quart des cas, avec de grandes différences individuelles. La répartition des rôles parentaux subit des variations notables liées aux stratégies reproductrices individuelles. La connaissance du sexe des individus ne permet donc pas de leur attribuer *ipso facto* un rôle parental typique.

Les rôles sociaux ne sont pas uniquement définis par des relations de pouvoir ; les rôles parentaux chez les mammifères en apportent à mon sens une preuve explicite. Les mâles ne pouvant allaiter, leurs relations avec les nouveau-nés sont de ce fait bien différentes de celles des femelles. Mais chez les oiseaux, où mâles et femelles peuvent construire les nids, couvrir les œufs et nourrir les jeunes, les rôles parentaux peuvent se distribuer tout autrement.

Chez les oiseaux de l'espèce paruline masquée (*Geothlypis trichas*), tandis que les mâles les plus attractifs consacrent beaucoup de temps à la recherche de nombreuses femelles partenaires, les autres mâles s'investissent dans les soins parentaux avec une seule femelle. On parle alors de *trade-off*, c'est-à-dire d'un compromis entre l'investissement parental et l'attractivité que les mâles exercent sur les femelles. Chez un autre oiseau chanteur, le rouge-queue (*Phoenicurus ochruros*), mâles et femelles s'occupent des petits lorsqu'ils sont au nid. Mais après l'envol, une partition de la nichée s'opère chez 20 % des couvées. Une partie des jeunes suivent le mâle, sont uniquement nourris par lui et ne répondent plus qu'à ses appels,

alors que les autres suivent la femelle [Draganoiu *et al.*, 2006]. Ici encore, le sexe des individus ne permet pas de définir le rôle parental que vont exercer les individus.

### Orientation sexuelle

Dans les descriptions de l'homosexualité animale, la monte entre mâles a été bien souvent privilégiée [Sommer *et al.*, 2006]. Mais Bruce Bagemihl [2000] rapporte quantité d'observations, menées depuis très longtemps chez un très grand nombre d'espèces, où on relève une grande variété de comportements orientés vers des congénères du même sexe. À savoir des parades de cour, des contacts physiques à connotation sexuelle habituellement décrits lors de copulations entre partenaires hétérosexuels, des attachements durables et même des comportements parentaux.

Dans cet impressionnant inventaire, relevons, concernant les oiseaux, des exemples peut-être peu connus mais néanmoins spectaculaires. Chez les laridés (goélands), certaines femelles forment des couples de « lesbiennes » [Bagemihl, 2000 p. 545-547 ; Conover, 1989] ; lorsque l'une des femelles (quand ce ne sont pas les deux) s'en va copuler avec un mâle, aucun lien durable ne s'installe pour autant avec lui : une fois leurs ovules fécondés, elles nidifient ensemble et élèvent leurs jeunes sans aide extérieure. Chez les cygnes noirs, les couples de mâles *gay* font de même [Ritchie, 1926 ; Bagemihl, 2000, p. 488-491] ils s'accaparent des espaces favorables et, après s'être sexuellement associés avec une femelle, ils la chassent une fois qu'elle a pondu ses œufs pour élever les jeunes seuls et avec succès. Ces travaux et réflexions, au même titre que ceux sur l'homosexualité des animaux [Poiani, 2010], vont nous permettre de reconsidérer le sexe et la sexualité au sein de la vie sociale.

### Hiérarchie et conflits d'intérêts entre mâles et femelles

La coopération et les conflits animent la vie de relation des animaux. Les alliances sont des stratégies qui permettent à des groupes d'individus de manipuler des congénères et de les asservir afin d'en obtenir des avantages. Ces processus existent dans les groupes animaux, aussi bien chez les mâles que chez les femelles.

La hiérarchie entre les mâles et les femelles a été décrite maintes fois, par exemple chez les primates. La question de l'origine de cette autorité, qui peut recourir au « consentement », assorti ou non de fortes contraintes, commence à être bien documentée ; elle a été étudiée notamment dans le contexte où des femelles dominent ou assurent un *leadership* sur les mâles. Le phénomène est bien connu à la fois chez certains prosimiens, tels les lémuriens [Jacobs *et al.*, 2008] et chez certains simiens anthropoïdes, tels les gibbons (*Hylobates*) [Barelli *et al.*, 2008], où les femelles sont prioritaires dans la conduite des groupes et l'accès à la nourriture.

Dès le début des années 1970, de nombreuses études ont été consacrées aux relations de dominance entre mâles et femelles chez certaines espèces de babouins [Kummer *et al.*, 1970 ; Nagel, 1973]. En Éthiopie, deux d'entre elles, *Papio hamadryas* et *Papio anubis*, présentent des organisations sociales bien différentes. Les papio hamadryas vivent en grandes tribus regroupant de petites unités (dites unimâles), dont chacune est composée d'un mâle adulte dominant et de femelles avec leurs jeunes. Plutôt tyranniques, ces mâles ne tolèrent pas que les femelles s'éloignent : ils pratiquent une continuelle activité de regroupement, avec menaces et rétorsions physiques à l'endroit des contrevenantes. Les mâles papio anubis, quant à eux, sont beaucoup plus tolérants ; ils vivent en groupes composés de plusieurs mâles et femelles (dits multimâles-multifemelles), sans comportement de harcèlement ni de regroupement envers elles. Or il n'est pas rare d'observer sur le terrain des groupes mixtes, composés de ces deux espèces d'hamadryas et d'anubis et d'individus hybrides issus de leurs croisements. La structure de ces groupes mixtes offre une grande variété de situations pour les femelles. La liberté qu'elles peuvent avoir d'aller et venir et de copuler avec différents mâles dépend principalement du nombre de mâles qui pratiquent des comportements de regroupements typiques de papio hamadryas. Le comportement des femelles n'est donc déterminé ni par leur espèce ni par leur sexe, mais par la structure sociale des groupes auxquels elles appartiennent et par les comportements de domination des mâles.

Un remarquable exemple de conflit d'intérêts entre mâles et femelles nous est enfin fourni par le gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*), une espèce d'oiseau chanteur qui vit en couple [Temrin *et al.*, 1989]. Au début du printemps, lors de leur retour de migration hivernale qui se fait en groupes souvent unisexés, les mâles arrivent les premiers sur les sites de reproduction. Ils deviennent alors intolérants les uns avec les autres, et s'installent chacun dans des espaces qu'ils défendent contre l'intrusion de leurs congénères mâles. De l'intérieur de ces territoires, ils leur signalent leur présence par leurs chants, et on a pu montrer qu'un individu s'attaque à un haut-parleur situé sur son territoire dès lors qu'il diffuse des enregistrements de chants de sa propre espèce. Chaque individu est donc bien en compétition avec tous ceux qui recherchent les mêmes biens que lui, c'est-à-dire tous ceux qui ont les mêmes habitudes de vie. En l'occurrence, un individu de la même espèce constitue le concurrent le plus redoutable. Puis, les territoires étant constitués, les femelles reviennent à leur tour de migration, environ une semaine après les mâles. En entendant chanter ces derniers, elles vont s'employer à rechercher un partenaire. Elles visitent les territoires, écoutent les chants, observent les parades, et choisissent avec quel individu s'apparier. Au cours de cette phase, ce

sont les femelles entre elles qui se trouvent en compétition, car certains mâles sont plus convoités que d'autres.

Ce qui est remarquable, c'est que certains mâles (15 % ou plus d'une même population) s'installent dans deux territoires éloignés de quelques centaines de mètres, vaquant de l'un à l'autre pour y chanter et en défendre l'accès aux congénères mâles. Ils vont tenter d'attirer des femelles différentes dans chacun de ces territoires, afin de s'y reproduire et de manière à posséder deux nichées, au lieu d'une seule comme la plupart des autres mâles. Du point de vue de la reproduction, on constate que leur succès est supérieur à celui des mâles monoterritoriaux et monogames. Mais du point de vue des femelles, le succès reproducteur de celles qui sont appariées à des mâles polyterritoriaux et polygames est globalement moindre. Sans doute parce que le mâle qui se partage entre deux territoires consacre moins de temps à chaque couvée (pour nourrir les jeunes, avertir la nichée de la présence d'un prédateur...). Dans ce cas, le conflit d'intérêts entre mâles et femelles est manifeste : l'intérêt reproducteur des mâles est la polygamie, celui des femelles la monogamie. Les femelles, au moment des appariements, tireraient donc avantage à déterminer si les mâles sont ou non polyterritoriaux. Au terme de ce recensement, nous n'hésiterons donc pas à utiliser la notion de genre, à l'exemple de Roughgarden [2004, p. 126], qui, considérant la diversité des rôles sociaux au sein des espèces animales, affirme que le genre, c'est l'apparence, le comportement et l'expérience de vie de corps sexués ; cette notion se révèle dans les actions que conduisent les individus. Telle est la façon dont nous entendons utiliser ce concept chez l'animal, car il recouvre à la fois la diversité des modes de vie sexuée des individus et les relations de pouvoir qui s'instaurent entre eux.

### **Par-delà nature et culture**

Chez l'humain, la sociologie a souvent pour usage de considérer que les normes et les identités enregistrent, fixent, transmettent, proposent, imposent des représentations du genre. Celles-ci vont servir à déterminer les rôles sociaux des individus, parmi lesquels la domination du masculin sur le féminin. Les recherches sur le genre en sociologie humaine se sont donc depuis de nombreuses années émancipées de celles portant uniquement sur le sexe. Toutefois, ces études font souvent référence à l'orientation et à l'identité sexuelles des individus, qui sont perçues comme constitutives du genre.

Nos réflexions sur la vie sociale des animaux nous ont conduits à considérer que leur vie de relation se manifeste au sein d'une même espèce sous une très grande variété d'activités que le seul sexe des individus ne permet pas de décrire. Certains s'exhibent et parquent pour s'attribuer des objets, espaces et statuts qui les rendent désirables ou dominants aux yeux des

congénères. Ces activités leur permettent non seulement de consommer des jouissances, qui, bien entendu, assurent à certains leur conservation et leur capacité à générer d'autres êtres vivants, mais aussi de construire des rôles sociaux, orientations et activités sexuelles, auxquels s'appliquent les propriétés de genre.

Cette conception selon laquelle la notion de genre est applicable à l'animal aussi bien qu'à l'humain va dans le sens du projet de Philippe Descola [2005, p. 110] de construire un champ de réflexion « par-delà nature et culture ». Le dualisme nature-culture construit une frontière entre l'animal et l'humain que dénonce cet auteur, parce qu'elle ne s'inscrit pas dans l'essence des faits : « Il était peut-être inévitable que des termes aussi flous que “nature” et “culture”, aussi complaisants à se plier aux usages successifs qu'on a voulu leur donner, aussi propices à ramasser dans un signifiant disponible telle ou telle région de ce tohu-bohu d'aspirations, de processus et de forces dont la diversité du monde offre le spectacle, il était peut-être inévitable que ces termes finissent par trouver dans leur opposition l'un à l'autre la détermination de leurs positivités en même temps qu'un effet d'évidence décuplé par leur conjonction. »

Aujourd'hui il paraît difficile de souscrire à des conceptions qui opposeraient radicalement l'universel et le particulier, comme on le trouve même parfois sous la plume de l'anthropologue Marcel Mauss quand il affirme que le social, c'est non pas « ce qui est permanent et universel, mais au contraire, ce qui varie de société à société, et, dans une même société, à travers les âges » [1969, p. 205]. L'opposition nature-culture nous paraît contre-productive, car, on vient de le voir, elle est souvent utilisée pour soutenir l'idée que la nature serait du côté de la biologie et des invariants, tandis que la culture serait du côté du social et de la diversité. L'éthologie nous montre clairement que chez l'animal on constate qu'une diversité de morphologies, de physiologies et d'activités dans des rôles sociaux et sexuels ne se manifeste pas seulement entre les sexes, mais également au sein de chaque sexe<sup>3</sup> [Kreutzer, 2012].

Nous penchons quant à nous pour une thèse postulant que l'humain ne fait finalement que poursuivre, avec ces autres moyens que sont les institutions, les mythes et les normes sociales,

---

<sup>3</sup> Ce texte doit beaucoup à deux communications faites lors de séminaires qui se sont déroulés au Muséum national d'histoire naturel de Paris (co-organisé par l'Institut Émilie du Chatelet et l'UMR CNRS 7206 Éco-anthropologie et ethnobiologie : « Sexe et Genre : Les animaux ont-ils un genre ? » 17/09/2009) et à l'université Jean Monnet de Saint-Étienne (« Regards croisés sur la différence des sexes : Recherche et Idéologie » 7-8/04/2010). Je remercie de leurs invitations Nicole Mosconi, Évelyne Peyre et Joëlle Wiels pour le premier, ainsi que Nicolas Mathevon et Éliane Viennot pour le second. Sont ici repris des exemples cités par Kreutzer [2012]. Les commentaires et corrections d'Annie et Gérard Dressay m'ont permis d'améliorer grandement ce texte ; qu'ils trouvent ici l'expression de ma gratitude. Je remercie Nicole Mosconi, Évelyne Peyre et Joëlle Wiels pour les critiques et remarques qu'elles ont pu m'apporter lors de mes réflexions, quoique les idées développées dans cet article n'engagent bien évidemment que l'auteur.

les mêmes enjeux que ceux que nous avons décrits comme étant en œuvre chez l'animal [Kreutzer *et al.*, 2012].

En cela, nous adhérons pleinement à la pensée de Maurice Godelier [1995] quand il considère que, dans les mythes d'origine des groupes humains, les catégories de sexe traduisent en fait des enjeux de pouvoir, notamment pour contrôler des personnes et pour s'emparer des moyens de destruction, de production, d'échange et de subsistance. Nous souscrivons pareillement à l'affirmation de Roughgarden [2009, 2012, p. 155], qui, dans une perspective semblable, réinterprète en termes de sélection sociale ce que Darwin mettait au compte de la sélection sexuelle : « Le plaisir, souvent physique, éprouvé dans l'amitié, qui sous-tend la coopération, a évolué pour offrir un mécanisme s'autorenforçant, permettant d'accomplir un travail d'équipe sans que les sociétés animales aient à penser et à présenter des équivalents des institutions sociales humaines. »

Chez l'animal et chez l'humain, l'hédonisme se saisit des situations de coopération, de conflit et d'activités sexuées pour se manifester en des rôles sociaux de genre. Par-delà nature et culture, le genre s'affirme donc bien comme un concept essentiel pour une sociologie comparée de l'animal et de l'humain.

### **Bibliographie**

- BAGEMIHLE Bruce (2000), *Biological Exuberance. Animal Homosexuality and Natural Diversity*, Stonewall Inn, New York.
- BALCOMBE Jonathan (2006), *Pleasurable Kingdom, Animals and the Nature of Feeling Good*, Macmillan, Londres.
- BARELLI Claudia, BOESCH Christophe, HEISTERMANN Michael *et al.* (2008), « Female white-handed gibbons (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority to access to food resources », *Behaviour* 145, p. 968-981.
- BEKOFF Mark (2007), *The Emotional Lives of Animals*, New World Library, Novato, CA.
- BERRIDGE Kent, KRINGELBACH Morten (2008), « Affective neuroscience of pleasure : reward in humans and animals », *Psychopharmacology* 199/3, p. 457-480.
- BISHOP Melvin, ELDER Thomas, HEALTH Robert (1963), « Intracranial self-stimulation in man », *Science* 140, p. 394-396.
- CONOVER Michael (1989), « Parental care by male-female and female-female pairs of ringed-billed gulls », *Colon waterbird* 12, p. 148-151.
- CORDES Marina, AURELLI Filippo (2000), *Reconciliation and Relationship Quality, in Natural Conflict Resolution*, Univ California Press, Oakland, p. 177-198.
- DANCHIN Etienne, GIRALDEAU Luc-Alain, CEZILLY Frank (2005), *Écologie comportementale*, Dunod, Paris.

- DARWIN Charles (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, John Murray.
- DARWIN Charles (1872), *The Expression of the Emotions in Man and Animal*, John Murray.
- DINGEMANSE Niels, REALE Denis (2005), « Natural selection and animal personality », *Behaviour* 142/9-10, p. 1159-1184.
- DESCOLA Philippe (2005), *Par-delà nature et culture*, Gallimard, Paris.
- DRAGANOIU Tudor, NAGLE Laurent, MUSSEAU Raphael, KREUTZER Michel (2006), « In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings », *Anim Behav* 71, p. 1039-1046.
- DUFOUR Valérie, PELE Marie, NEUMANN Martina *et al.* (2009), « Calculated reciprocity after all : computation behind token transfers in orang-outans », *Bio Lett* 5, p. 172-175.
- GODELIER Maurice (1995), « Du quadruple rapport entre les catégories de masculin et de féminin » in EPHESIA (dir.), *La Place des femmes. Les enjeux de l'identité et de l'égalité au regard des sciences sociales*, La Découverte, Paris, p. 439-442.
- HAMILTON William (1964 a, b), « The genetical evolution of social behaviour. I et II », *J Theoret Biol* 7, p. 1-52.
- HARA Erina, KUBIKOVA Lubika, HESSLER Neal *et al.* (2007), « Role of the midbrain dopaminergic system in modulation of vocal brain activation by social context », *Eur J Neurosci* 25/11, p. 3406-3416.
- HUANG Ya-Chun, HESSLER Neal (2008), « Social modulation during songbird courtship potentiates midbrain dopaminergic neurons », *PLoS One* 3/10.
- IKEMOTO Satoshi, PANKSEPP Jaak (1999), « The role of nucleus accumbens dopamine in motivated behaviour : a unifying interpretation with special reference to reward-seeking », *Brain Res* 31/1, p. 6-41.
- JACOBS Armand, MAUMY Myriam, PETIT Odile (2008), « The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment », *Behav Proc* 79, p. 111-113.
- KREBS John, DAVIES Nicholas (1978), *Behavioral Ecology. An Evolutionary Approach*, Blackwell scientific Publications, Oxford.
- KREUTZER Michel (2012), « De la notion de genre appliquée au monde animal », *La Revue du MAUSS* 39, La Découverte, Paris, p. 162-179.
- KREUTZER Michel, AUGUSTINS Georges (2012), « Les appariements chez l'animal et l'humain. Satisfactions individuelles et comportements sociaux », *Ethnol Franç* XLII/3, p. 577-589.
- KUMMER Hans, GOETZ Walter, ANGST Walter (1970), « Cross species modification of social behavior, in baboon » in NAPIER John, NAPIER Prudence (dir.), *Old World Monkeys : Evolution, Systematics and Behavior*, Academic Press, p. 351-363.
- LAKOFF George (1987), *Women, Fire and Dangerous Things. What categories reveal about the Mind*, Univ Chicago Press, Chicago.

- LORENZ Konrad (1967), *Évolution et modification du comportement : L'inné et l'acquis*, Payot, Paris.
- MAUSS Marcel (1969), *Œuvres 2-Représentations collectives et diversité des civilisations*, Minuit, Paris.
- NAGEL U (1973), « A comparison of anubis baboon, hamadryas baboon and their hybrids at a species border in Ethiopia », *Folia primatol* 19, p. 104-165.
- OLDS James, MILNER Peter (1954), « Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and others regions of rat brain », *J Comp Physiol Psychol* 47, p. 419-427.
- PANKSEPP Jaak (1998), *Affective Neuroscience, the Foundations of Human and Animal Emotions*, Oxford Univ Press, Oxford.
- POIANI Aldo (2010), *Animal Homosexuality, a biosocial perspective*, Cambridge Univ Press, Cambridge.
- RITCHIE James (1926), « Nesting of two male swans », *Scot Naturalist* 159, p. 95.
- ROSCH Eleonor, MERVIS Carolyn (1975), « Family resemblances : studies in the internal structure of categories », *Cognitive Psychol* 7, p. 573-605.
- ROUGHGARDEN Joan (2004), *Evolution's Rainbow, Diversity, gender, and sexuality in nature and people*, Univ California Press, Oakland.
- ROUGHGARDEN Joan (2009), « The genial gene. Deconstructing darwinian selfishness », traduction française (2012), *Le Gène généreux. Pour un darwinisme coopératif*, Seuil, Paris.
- SKINNER Burrhus (1969), *Contingencies of reinforcements. A theoretical analysis*, Appleton-Century-Crofts, New Jersey.
- SOMMER Volker, VASEY Paul (2006), *Homosexual Behaviour in Animals. An evolutionary Perspective*, Cambridge Univ Press, Cambridge.
- TEMERIN Hans, ARAK Anthony (1989), « Polyterritoriality in passerine birds », *Trends in TREE* 4, p. 106-109.
- THIERRY Bernard, AURELLI Filippo, NUNN Charles *et al.* (2008), « A comparison study of conflict resolution in macaques, insights into the nature of trait covariation », *Anim Behav* 75, p. 847-860.
- TINBERGEN Nikolaas (1971), *L'Étude de l'instinct*, Payot, Paris.