

L'éthologie et l'étude du comportement animal

Résumé

L'éthologie vient du grec Ethos (mœurs) et Logie (science). Il s'agit de la science s'intéressant au comportement animal (et humain). Aujourd'hui, lorsqu'on parle d'éthologie, on fait généralement référence à l'ensemble des types d'études portant sur le comportement. Mais cette discipline qui prit son essor dans les années 1960 n'était à la base qu'une énième façon d'appréhender le comportement. Cet article présente les différentes approches qui se sont succédées jusqu'aux travaux des précurseurs de l'éthologie que sont Karl von Frisch, Nikolaas Tinbergen et Konrad Lorenz. Nous verrons ensuite plus précisément comment se construit une approche du comportement par l'éthologie au travers des quatre questions de Tinbergen. La finalité de cet article est de montrer que l'étude du comportement est multidisciplinaire et que l'on ne peut espérer avoir une compréhension complète d'un comportement en ne se basant que sur un type de données.

Avant-propos

L'éthologie est une science à mi-chemin entre la biologie et la psychologie. Il s'agit de la science qui s'intéresse au comportement animal et humain et, aujourd'hui, il est fréquent de ranger toute étude sur le comportement animal sous ce nom. Je pense, qu'en comprenant l'histoire de l'éthologie il est plus facile d'en comprendre sa nature, ses objectifs et ses méthodologies.

Dans cet article, il y aura donc une très grosse partie dédiée à l'histoire de l'étude du

comportement : d'Aristote à l'éthologie moderne. La suite de l'article sera dédiée aux questions que doit se poser un éthologue pour savoir pourquoi un animal se comporte comme il le fait. Nous verrons que différentes disciplines nous aident à répondre à ces questions. Pour finir, nous verrons pourquoi l'éthologie est utile aux éducateurs canins pour aider un propriétaire de chien qui ferait face à un grave trouble du comportement de son animal. Si l'histoire ne vous intéresse pas plus que ça, je vous invite donc à vous rendre à la fin de la page 4.

Les débuts de l'étude du comportement

L'homme s'est probablement intéressé très tôt au comportement animal, probablement même avant d'être l'*Homo sapiens sapiens*. Lorsque l'on est chasseur, il est intéressant de reconnaître les animaux malades, jeunes ou blessés d'un groupe qui sont plus faciles à capturer. Il peut aussi être avantageux de savoir qu'un animal est un prédateur, qu'il faut s'en méfier.

Le premier témoignage écrit qui nous arrivera sur l'intérêt des hommes pour le comportement animal est attribué à Aristote au IV^e siècle avant notre ère avec son *Histoire des Animaux* (Barthélémy-Saint Hilaire 1883). Il tentera une description de comment les animaux se nourrissent en fonction de leur lieu d'habitation, de leur dangerosité. Il parlera des phénomènes de migration et d'hibernation (livres VIII et IX). Son influence portera jusqu'au XIX^e siècle où Herbert Spencer développera dans ses *Principles of Psychology* (Spencer 1855) une théorie de continuité intellectuelle qui sera en partie basée sur la *Scala Naturae* d'Aristote : une « échelle des êtres » classifiant le vivant et le non vivant en fonction de leur complexité et de leur utilité.

D'autres écrits suivront mais c'est en 1646 qu'un autre philosophe tentera d'expliquer le comportement animal : René Descartes (Descartes 1646) avec sa théorie de l'animal-machine. Ce concept ayant fait beaucoup de bruit à l'époque entre partisans et détracteurs associait le fonctionnement de l'animal et de son comportement à celui d'une machine. L'animal ne serait qu'un assemblage de pièces et de rouages sans conscience ni pensée ni âme.

Finalement les choses commenceront vraiment à bouger au XIX^e siècle. L'expérimentation en premier lieu avec Pierre Flourens, protégé de Cuvier, qui s'intéresse aux relations cerveau – comportement en pratiquant l'ablation de certaines zones du cerveau de pigeons (Flourens 1824). On peut ensuite mentionner

les *Principles of Psychology* d'Herbert Spencer. La continuité intellectuelle citée précédemment se basait sur l'idée que l'évolution était linéaire et continue. Il classait donc les états mentaux suivant une hiérarchie semblable à celle utilisée pour classifier les animaux à l'époque. On les rangeait suivant un degré de complexité et suivant leur proximité sur une échelle au sommet de laquelle on trouvait l'être humain et en bas les éponges, les poissons, insectes, etc. (Hodos and Campbell 1969).

Toujours au XIX^e siècle, on verra pour la première fois mention par Isidore Geoffroy St Hilaire du terme éthologie (Geoffroy Saint-Hilaire 1854). Association des mots Ethos pour les mœurs et Logie pour la science, l'éthologie est l'étude du comportement. C'est aussi à cette époque que commence une véritable étude scientifique dédiée au comportement qui commence avec Charles Darwin.

Etude scientifique du comportement animal

En 1859, Charles Darwin publie un livre qui bouleversera le monde de la biologie : *The Origin of Species* (Darwin 1859). A cette époque se côtoient deux visions pour expliquer le monde du vivant : l'approche créationniste (Dieu est à l'origine de tout) et l'approche transformiste (Lamarck 1815). Je parlerai sûrement de ces approches plus en détail dans un article futur mais l'idée était semblable à celle exposée par Spencer. L'approche de Darwin change plusieurs points : 1) l'évolution ne suit pas une échelle de complexité croissante mais ressemble plutôt à un arbre dont chaque individu de chaque espèce représente une feuille, 2) un trait acquis n'est pas transmis à la descendance (ce n'est pas parce qu'une girafe tend son cou pour atteindre des feuilles que sa descendance aura un cou plus long), 3) il existe une sélection naturelle qui impacte la survie et la reproduction des individus en fonction de leur comportement et de leurs autres traits (morphologie, physiologie, etc.).

A cette époque l'ADN et les gènes ne sont pas encore connus. Déjà Darwin suggère l'idée d'un support biologique à l'information, codant pour l'organisation des individus. La théorie de la sélection naturelle est ainsi basée sur trois postulats : 1) il existe une variabilité entre les individus d'une espèce, 2) certaines de ces variations sont héritées et transitent des parents à la descendance, 3) la plupart des jeunes ne survivent pas ou n'arrivent pas à se reproduire, ceux qui survivent et se reproduisent le plus le font grâce aux caractéristiques particulières qu'ils auront héritées.

The Origin of Species ne s'attarde pas spécialement sur le comportement même s'il le mentionne (notamment à travers la sélection sexuelle). Cet ouvrage jette tout de même les bases pour l'essor des études sur le comportement animal et son évolution. Darwin se sera plus intéressé au comportement dans deux livres suivants : *The Descent of Man and Expression of the Emotions in Man and Animals* (Darwin 1871, 1873). Ces livres ont pu être critiqués car trop basés sur des anecdotes et trop anthropocentristes et anthropomorphiques. L'anthropomorphisme est le fait d'attribuer des comportements humains à un animal (ex : dire que son chien est rancunier). L'anthropocentrisme est le fait de placer l'homme au centre de tout. Il a donc pu être reproché à Darwin, de trop chercher des traces de comportements humains dans le comportement d'animaux afin d'en expliquer l'origine (Goodenough, McGuire, and Jakob 2010). Cette tendance à décrire le comportement animal sous forme d'histoires anecdotiques où un animal exprimait des émotions comme un humain s'est poursuivie avec les travaux de Georges J Romanes, un protégé de Darwin. Romanes aura tout de même jeté les bases de ce que sera la psychologie comparative à travers son ouvrage : *Animal Intelligence* (Romanes 1882). Cette nouvelle approche cherche par l'étude des comportements animaux et leur

comparaison à mieux comprendre l'évolution du comportement humain.

La psychologie comparative va se développer à la fin du XIXe et pendant une grande partie du XXe siècle surtout par l'approche behavioriste. Courant XXe, une nouvelle science, issue de la biologie, va voir le jour en Europe : l'éthologie. Les deux approches vont se développer parallèlement mais très vite s'opposer. Vous verrez dans les paragraphes suivants que tout les oppose : choix des modèles animaux, finalité des études, méthodologie etc...

L'approche behavioriste

Conway Lloyd Morgan, un psychologue, fait partie des personnes qui critiqueront vivement le manque d'objectivité de Romanes. Afin d'empêcher l'attribution de traits de comportement strictement humains aux animaux il publiera dans *Introduction to Comparative Psychology* (Morgan 1894) : « en aucun cas nous ne devons interpréter une action comme la conséquence ou l'exécution d'une capacité psychique de haut niveau si cette action peut être interprétée comme le résultat ou l'exécution d'une capacité qui se tiendrait plus bas dans une échelle psychologique ». En d'autres mots : S'il y a deux explications à un comportement, on préférera la plus simple (Goodenough et al. 2010). Cette phrase est aujourd'hui connue sous le nom de Canon de Morgan. Il s'agit d'une des règles fondamentales régissant l'étude du comportement animal. Ce canon inspirera grandement John Watson qui lancera l'approche behavioriste en 1913 (Watson 1913).

L'approche behavioriste de la psychologie comparative cherche donc à ne surtout pas faire de surinterprétation des comportements. Ces chercheurs vont réduire le comportement à ce qui peut être vu, mesuré et quantifié. Ils s'intéresseront principalement à la physiologie du comportement, son développement et l'influence des apprentissages. Ils préféreront

des modèles animaux mammifères afin de rester proche de l'homme (rats, primates) et resteront en règle générale cantonnés à des études en laboratoire afin de contrôler l'effet de chaque variable sur le comportement. Cette approche aura apporté énormément de rigueur aux études sur le comportement et aura permis le développement de nombreuses méthodes quantitatives d'études du comportement (Goodenough et al. 2010).

L'éthologie classique :

L'approche behavioriste de Watson ne satisfait pas deux chercheurs européens : Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen. Ils pensent que l'étude du comportement lui-même n'est pas suffisante pour comprendre le comportement dans son ensemble. Ils développent alors une approche basée d'avantage sur la théorie de l'évolution : un animal et son comportement sont en partie le résultat de l'évolution de l'espèce. Leur approche comparative va donc s'intéresser à des groupes d'animaux bien plus éloignés de l'homme. L'éthologie classique se veut aussi bien plus proche du terrain. Les éthologues de l'époque considèrent qu'un comportement sorti de son contexte ne peut pas être correctement interprété. Ils vont aussi s'intéresser fortement aux bases héréditaires du comportement et moins aux comportements appris.

A titre d'exemple, Lorenz s'est énormément intéressé aux comportements des oies (attachement, gestion des œufs, migration etc.) (Lorenz 1935, 1950), Tinbergen s'intéressait beaucoup aux animaux en captivité mais essayait de se rapprocher au plus de conditions naturelles (Tinbergen 1952; Tinbergen et al. 1962). Karl Von Frisch, un autre éthologue a pour sa part élucidé le mystère de la « danse des abeilles » qui permettent aux animaux d'une même ruche de communiquer sur l'emplacement d'espaces à butiner (von Frisch 1967). Les travaux de ces trois chercheurs leur ont valu d'obtenir le prix Nobel de physiologie et médecine en 1973.

L'éthologie classique critique alors bien sûr l'approche behavioriste qui est trop stérile et coupée de la réalité (McFarland 2001). L'approche behavioriste critique quant à elle le manque de rigueur et de contrôle de l'éthologie qui se résumerait à de l'observation et de la description sans résultats quantitatifs analysables statistiquement (Goodenough et al. 2010).

Cette querelle s'étendra jusqu'à la fin des années 1970. La solution viendra en partie de la naissance d'une autre discipline : la sociobiologie et de quatre questions que Tinbergen posera dans un article de 1963 : *On Aims and Methods of Ethology*.

Sociobiologie et apparition de l'éthologie moderne

Dans les années 1960-1970 on a vu une explosion de l'intérêt des scientifiques pour les études de terrain. Ces chercheurs considéraient qu'un contexte écologique expliquait parfois mieux un comportement que l'histoire évolutive de l'espèce (Eisenberg, Muckenhern, and Rudran 1972). On a vu alors deux champs de recherche naître : la sociobiologie (qui appliquait les théories évolutionnistes aux comportements sociaux) et l'écologie comportementale (comment le comportement des animaux aide-t-il à leur survie et à leur succès reproducteur ?).

A la fin des années 1980, beaucoup de chercheurs remarquent qu'une seule approche ne suffira pas à comprendre entièrement le comportement animal. Que l'on ne pourra accéder à cette compréhension que si l'on considère les causes immédiates, et, évolutionnistes du comportement (Dawkins 1989). C'est à partir de ce moment-là que naîtra l'éthologie moderne qui se basera dans son approche du comportement sur les 4 questions de Tinbergen.

L'approche éthologique moderne

Les fameuses 4 questions de Tinbergen (Tinbergen 1963) sont les quatre questions qu'un chercheur devrait résoudre afin d'expliquer pourquoi un animal se comporte comme il le fait. Ces 4 questions sont le socle de l'éthologie moderne et font qu'aujourd'hui la plupart des études sur le comportement animal sont placées sous la bannière de l'éthologie.

Première question : « Quels événements en et hors de l'animal le poussent à avoir le comportement qu'il a en ce moment ? ». C'est ce qu'on appelle la question de la cause proximale, on s'intéresse à la perception de stimuli, aux représentations mentales, à la prise de décision et aux événements neuraux (Hogan 2005).

Deuxième question : « Comment l'expérience de l'animal et le fond génétique se combinent-ils pour que l'animal se comporte comme il le fait ? ». Il s'agit de la question du développement. On s'intéresse ici au développement de l'individu dans le temps, à l'effet de l'environnement sur ses gènes, aux apprentissages que l'individu a fait.

Troisième question : « A quoi le comportement sert-il ? Quelle est sa valeur de survie ? ». Ici se porte la question de la fonction ou de la valeur adaptative (Cuthill 2005). On va s'intéresser à l'écologie du comportement, quels sont ses coûts et ses bénéfices pour l'individu en termes de survivabilité ou de succès reproducteur. On peut prendre l'exemple de l'agressivité : mener un combat coûte beaucoup d'énergie et peut mener à des blessures plus ou moins graves qui empêcheront soit de chasser soit de se reproduire. Pour cette raison la plupart des espèces passeront par une phase de menace ou d'intimidation pour éviter le combat.

Quatrième question : « Comment ce comportement a évolué en tenant compte de la phylogénie (histoire évolutive) de l'espèce qui

montre ce comportement en relation avec sa fonction actuelle ? ». On va donc s'intéresser au comportement des ancêtres de notre individu. Certains comportements ayant des bases génétiques ils ont été hérités des parents. Il est donc possible que certains comportements qui paraissent inutiles aujourd'hui trouvent leur explication dans le comportement d'un ancêtre. La chair de poule chez l'homme a pour origine l'érection des poils chez les primates ou d'autres mammifères. Lorsqu'il fait froid, un primate va gonfler ses poils ce qui aura pour effet de capturer des bulles d'air qui l'isolent mieux du froid. En cas de peur, gonfler la fourrure rend l'animal plus impressionnant ce qui peut faire fuir un agresseur potentiel. Aujourd'hui, avec le peu de poil qu'il nous reste, la chair de poule n'est pas très efficace. Mais ce comportement nous est hérité de notre histoire évolutive.

Ces quatre questions ne sont pas exclusives. La cause, le développement, la fonction et l'évolution ne sont pas différents niveaux d'explication mais sont complémentaires dans la compréhension qu'on peut avoir du comportement (Shettleworth 2010). Ces quatre questions abordent beaucoup d'aspects du vivant. Vous pouvez voir dans le tableau ci-après les quatre questions et les disciplines scientifiques qui y sont associées. L'éthologie est donc une approche multidisciplinaire.

<i>Physiologie</i> <i>Neurosciences</i> Cause ? <i>Psychologie</i> <i>Génétique</i> <i>Ethologie appliquée</i>	<i>Biologie évolutive</i> <i>Paléontologie</i> Origine évolutive ? <i>Ecologie comportementale</i> <i>Psychologie évolutive</i>
<i>Génétique</i> <i>Biologie du développement</i> Développement ? <i>Ontogénétique</i>	<i>Ecologie comportementale</i> Fonction ? <i>Biologie des populations</i>

Tab.1 : Les quatre questions de Tinbergen et quelques disciplines scientifiques associées : chaque case correspond à une **question** à l'intérieur desquelles on retrouve des *disciplines* pouvant aider à répondre à cette question.

Aujourd'hui l'éthologie se pratique aussi bien en laboratoire qu'en milieu naturel ou en milieu artificiel, la méthodologie dépend de la question. La plupart des expériences actuelles en éthologie ne vont s'intéresser qu'à une partie d'une des quatre questions de Tinbergen mais gardent toujours à l'esprit l'ensemble du problème. On peut pour l'exemple rester dans le domaine de l'agressivité. Si je me demande quels sont les stimuli déclenchant la morsure chez mon chien (question sur la cause), je ferai en sorte de n'avoir que des individus de même âge (élimination de l'effet développement), de n'avoir que des chiens de la même race (élimination de l'effet évolutif) et je prendrai garde au type de morsure que je cherche à déclencher (contrôle sur l'aspect fonction du comportement). Les éthologues essaient aussi toujours de se méfier de l'anthropocentrisme et de l'anthropomorphisme. Le canon de Morgan n'est pas là pour nier les capacités cognitives des animaux, juste pour éviter d'interpréter des comportements comme issus de processus cognitif complexes qui n'ont pas encore été démontrés.

Il est très difficile de démontrer que quelque chose n'existe pas (l'absence de poisson dans un verre d'eau de mer ne signifie pas l'absence

de poisson dans la mer). Il est plus facile de démontrer que quelque chose existe mais il faut rester très prudent. Concernant l'anthropocentrisme, en restant focalisé sur une comparaison avec l'humain, on peut rapidement prendre une analogie pour une homologie, surtout en ce qui concerne le comportement. Exemple : les nageoires ventrales des requins et des dauphins ont une fonction et une apparence analogue (elles se ressemblent et jouent le même rôle), mais elles n'ont pas la même origine de développement. En revanche les nageoires pelviennes des dauphins ou baleines sont homologues à nos bras et mains humains (le squelette des nageoires des dauphins comporte les mêmes os que nos bras et mains).

Educateur canin, chien et éthologie

L'éthologie aborde son comportement dans son entièreté. Même si personne ne peut être expert dans chacune des disciplines intervenant dans l'éthologie, un spécialiste du comportement se doit d'avoir au moins une compréhension (fut-elle limitée) de celles-ci. L'éducateur canin est un spécialiste de la mise en place des apprentissages ainsi que des stimuli extérieurs qui peuvent déclencher ou

inhiber un comportement (question de la cause). Il doit aussi connaître l'évolution du chien pour apporter des conseils sur le choix d'une race ou d'une lignée. Il doit connaître le développement du chien et les impacts de l'environnement sur le développement pour guider les propriétaires venant d'acquérir un chiot. Enfin, il doit savoir quelle est la fonction d'un point de vue écologique pour expliquer certains comportements.

Doit-on être éthologue pour vivre avec des chiens ?

Tout comme monsieur Jourdain dans *Le Bourgeois Gentilhomme* de Molière (Molières 1680) faisait de la prose sans le savoir, la plupart des maîtres et même énormément de professionnels font de l'éthologie sans le savoir. Je dis souvent aux propriétaires que je rencontre qu'ils sont l'expert de référence concernant leur chien. Le chien fait partie de notre groupe social, d'aucuns disent qu'il fait partie de leur famille. Tout maître passe énormément de temps à observer son chien et la plupart ont appris à reconnaître quand le chien ne va pas bien, quand il a faim, quand il veut jouer, quand il est agressif etc. Des études récentes ont même montré que l'être humain, indépendamment de posséder ou non un chien, avait une très bonne compréhension des différents types d'aboiements (Molnar et al. 2006).

Beaucoup de personnes travaillant leur chien à un niveau professionnel ou de loisir n'ont jamais entendu parler d'éthologie. Ils mettent

pourtant en place chaque jour des protocoles d'apprentissage ! Même si la plupart ne vont pas coucher leur protocole sur le papier, ne vont pas noter scrupuleusement combien d'essais auront été nécessaires pour apprendre un ordre, ils réalisent une véritable petite expérience scientifique. Leur cerveau leur indique qu'il y a eu une amélioration depuis la dernière séance.

Tout ça pour dire qu'il n'y a pas besoin d'avoir un diplôme en éthologie pour avoir un chien. En revanche, tout professionnel travaillant en contact avec les animaux devrait au moins y être sensibilisé.

Le chien vit avec nous depuis au moins 12 000 ans et l'éthologie n'a pas un siècle. Cependant, cette approche scientifique du comportement et les centaines d'études qui ont porté sur le chien ou d'autres animaux depuis des décennies ne sont pas à négliger. Toute personne dont le métier tourne autour du comportement animal devrait avoir une bonne maîtrise des connaissances apportées par l'éthologie. Il leur serait aussi profitable d'avoir une certaine maîtrise des méthodes qu'elle utilise pour observer, mesurer, quantifier et analyser le comportement.

J'espère que cet article vous aura intéressé et vous aura permis de mieux comprendre ce qu'est l'éthologie et son utilité sans pour autant vous assommer.

Références bibliographiques

- Barthélémy-Saint Hilaire, J. 1883. *Histoire Des Animaux d'Aristote, Tome Troisième*. Paris: Librairie Hachette et Cie.
- Cuthill, I. C. 2005. "The Study of Function in Behavioural Ecology." *Animal Biology* 55:399–417.
- Darwin, Charles. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray.
- Darwin, Charles. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- Darwin, Charles. 1873. *Expression of the Emotions in Man and Animals*. London: Murray.
- Dawkins, M. S. 1989. "The Future of Ethology : How Many Legs Are We Standing On?" Pp. 47–54 in *Perspectives in ethology*, edited by P.P.G. Bateson and P.H. Klopfer. New York: Plenum Press.
- Descartes, René. 1646. *Oeuvres Philosophiques, Tome III : Lettres Au Marquis de Newcastle*. Garnier-Flamarion.
- Eisenberg, J. ..., N. ... Muckenhern, and R. Rudran. 1972. "The Relation between Ecology and Social Structure in Primates." *Science* 176:963–874.
- Flourens, Pierre. 1824. *Les Propriétés et Les Fonctions Du Système Nerveux , Dans Les Animaux Vertébrés*. Paris: Chez Crevot, librairie-éditeur.
- Von Frisch, Karl. 1967. *The Dance Language and Orientation of Bees*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Geoffroy Saint-Hilaire, Isidore. 1854. *Histoire Naturelle Générale Des Règnes Organiques, Principalement Étudiée Chez L'homme et Les Animaux*. Paris: Librairie de Victor Masson.
- Goodenough, Judith, Betty McGuire, and Elizabeth Jakob. 2010. "Chapter 2 : History of the Study of Animal Behavior." Pp. 11–25 in *Perspectives on animal behavior, third edition*. Wiley.
- Hodos, W. C., and C. B. ... Campbell. 1969. "Scala Naturae : Why There Is No Theory in Comparative Psychology." *Psychological Review* 76:337–50.
- Hogan, J. A. 2005. "Causation: The Study of Behavioural Mechanisms." *Animal Biology* 55:323–41.
- Lamarck, Jean Baptiste. 1815. *Histoire Naturelle Des Animaux sans Vertèbres, Sept Tomes, Tome I*.
- Lorenz, Konrad. 1935. "Der Kumpan in Der Umwelt Des Vogels." *J. ornithol* 83:137–213.
- Lorenz, Konrad. 1950. "The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns." *Sym. Soc. Exp. Biol.* 4:221–68.
- McFarland, David. 2001. *Le Comportement Animal*. Paris: De Boeck Université.
- Molières, J. B. P. 1680. *Le Bourgeois Gentilhomme*. Paris.
- Molnar, Csaba, Peter Pongracz, Antal Doka, and Adam Miklosi. 2006. "Can Humans Discriminate between Dogs on the Base of the Acoustic Parameters of Barks?" *Behavioural Processes* 73:76–83.

- Morgan, Conway Loyd. 1894. *An Introduction to Comparative Psychology*. New York: Scribner.
- Romanes, George J. 1882. *Animal Intelligence*. New York: D.Appleton and Company.
- Shettleworth, Sarah J. 2010. *Cognition, Evolution and Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Spencer, Herbert. 1855. *Principles of Psychology*. New York: D.Appleton and Company.
- Tinbergen, Nikolaas. 1952. "The Curious Behavior of the Stickleback." *Scientific American* 187:2–6.
- Tinbergen, Nikolaas et al. 1962. "Egg-Shell Removal by the Black Headed Gull, *Larus Ridibundus* L., a Behaviour Component of Camouflage." *Behaviour* 19:74–118.
- Tinbergen, Nikolaas. 1963. "On Aims and Methods of Ethology." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410–33.
- Watson, John B. 1913. "Psychology as the Behaviorist Views It." *Psychological Review* 20:158–77.