

Les Molécules phéromonales : Éléments d'épistémologie historique

Jean-Claude Dupont
Université de Picardie

Résumé. Après l'identification des premières molécules phéromonales par les chimistes allemands et français, on assiste à la fin des années cinquante à une brusque floraison de travaux sur la communication chimique chez l'animal. Les progrès de la chimie analytique, les perspectives d'applications pratiques, les nouvelles perspectives théoriques en éthologie, ainsi que de rencontre avec d'autres disciplines biologiques (écologie, physiologie) vont jouer le rôle de catalyseurs. Ces développements ont alors reposé le problème de la définition de la communication animale, notamment dans la perspective de la théorie de l'information et des sciences du langage.

Abstract. After the identification of the first pheromones molecules by the German and French chemists, in the late fifties we attend a sudden flowering of works about chemical animal communication. The progress of the analytical chemistry, the prospects of practical applications, the new theoretical prospects in ethology, as well as the prospects of meeting with other biologic disciplines (ecology, physiology) played a role of catalysts. These developments posed the problem of the definition of the animal communication, especially in the theory of information and the sciences of language point of view.

Alors que l'odeur est une notion commune, la phéromone, comme le neurotransmetteur ou l'hormone, est un concept scientifique élaboré, construit. Cette construction va subir une brusque accélération à la fin des années cinquante, sous l'impulsion des chimistes allemands et français. On rappellera d'abord ces contributions. Dans un second temps, on réfléchira sur les causes historiques de cette brusque floraison de travaux sur la communication chimique. On tentera pour conclure quelques remarques sur les caractéristiques de la communication animale.

L'identification des phéromones

L'identification des premières molécules phéromonales correspond aux travaux du chimiste allemand Adolf Butenandt. Pourtant Butenandt, qui ne put recevoir personnellement son prix Nobel de Chimie en 1939, reste méconnu¹. Ce ne furent pas les phéromones qui lui valurent son prix, mais ses travaux à Dantzig puis à Berlin sur les hormones sexuelles stéroïdes : isolement de la folliculine (œstrone), hémisynthèse de la progestérogène et de la testostérogène. Butenandt travaille aussi chez les insectes sur lesquels il étudie la biochimie de l'hérédité (pigments oculaires) et l'action des hormones de métamorphose : on lui devra ainsi l'isolement de l'ecdysone. C'est donc un chimiste hors pair, au sommet de sa carrière, qui s'attaque dans les années cinquante au problème de l'identification de la substance attractrice chez le ver à soie (bombyx du mûrier ; *Bombyx mori*), problème non résolu par quelques tentatives antérieures. Adolf Butenandt et Peter Karlson aboutissent en 1959 à l'isolement d'une substance baptisée *bombykol*, identifiée comme étant le 10,12-hexadécadiénol. Ils proposent alors le terme de « phéromone » pour désigner tout produit chimique sécrété à l'extérieur du corps et qui, lorsqu'il est reçu par un individu de la même espèce, provoque une ou plusieurs réactions spécifiques [Karlson & Lüscher 1959, Karlson & Butenandt 1959]. La définition est limitée aux relations propres à l'espèce, insiste sur l'effet réactogène et suggère l'analogie avec l'hormone. On trouve d'ailleurs parfois dans la littérature les termes « phéro-hormone » ou « phéromone ». Seul l'usage consacra « phéromone ».

La contribution française à ces travaux pionniers sera importante : en 1960, le chimiste Michel Barbier et ses collaborateurs isolent la première

1. Adolf Butenandt (1903-1995) est à l'époque directeur du KWI (Kaiser-Wilhelm-Institute) de biochimie à Berlin depuis 1936, en remplacement de Neuberg, exilé par les nazis. L'attitude de Butenandt durant la période nazie a été récemment controversée. Cf. Segal J., 2000.

phéromone modificatrice de la physiologie animale [Barbier & Lederer 1960]. La matière première était constituée par les glandes mandibulaires de la reine d'abeille, sécrétant la substance royale dont le Britannique Collin G. Butler avait montré l'existence [Butler 1956]. La phéromone royale se révèle être l'acide 9-oxo 2-décénoïque. Jeanine Pain étudie l'influence de cette phéromone sexuelle sur le comportement et la physiologie des ouvrières [Pain 1961]. Les effets en sont multiples : constitution de cours d'ouvrières autour de la reine, inhibition de la construction des alvéoles royaux, attraction des mâles au cours du vol nuptial, attraction au cours de l'essaimage, inhibition du développement ovarien des ouvrières. Le cadavre d'une reine suffit à provoquer ces effets.

Les Anglo-Saxons perçoivent immédiatement la portée de ces résultats. À partir des années soixante, sous l'impulsion de l'entomologiste Edward O. Wilson, les travaux sur les phéromones chez les insectes se multiplient en restant quasi exclusivement américains. Ceux de Wilson portent initialement sur les phéromones de piste, la piste des fourmis étant formée à partir de la sécrétion d'une glande abdominale (glande de Dufour). Il publiera un article fameux en 1963, où il distinguera les phéromones agissant sur le comportement (action à court terme = *re-leaser effects*) et les phéromones agissant sur la physiologie (action à long terme = *primer effects*) [Wilson 1963, Wilson & Bossert 1963]. En France, on parlera alors, d'une part, de phéromones déclencheurs ou incitatrices (ou simplement phéromone), et, d'autre part, de phéromones modificatrices. Les effets à long terme de la communication englobaient ce que les éthologistes français appelaient les effets de groupe [Grassé & Chauvin 1944]. En fait les deux fonctions essentielles des phéromones, transmission d'un signal et induction de phénomènes endocriniens et neuroendocriniens, se trouvaient artificiellement dissociées.

Au cours des années soixante-dix, on assiste à une internationalisation des travaux et à une explosion des publications. Ces années d'euphorie voient l'étude de centaines d'espèces, ainsi que l'identification et la synthèse de dizaines de molécules. On distinguera, outre les phéromones sexuelles et de piste, des phéromones grégaires qui maintiennent la cohésion du groupe, d'alarme qui indiquent un danger, et d'espacement qui servent à marquer les territoires, ou signaler la présence des œufs. Progressivement se dévoileront les mécanismes intimes de la communication chimique et de son contrôle. La biologie cellulaire étudiera les modalités très fines de sécrétion par les glandes exocrines, d'émission, de transport, de réception et d'intégration intracellulaire des messagers phéromonaux. La physiologie s'intéressera au contrôle neuroendocrinien de leur production tandis que la génétique identifiera et caractérisera des gènes codant

pour les enzymes de la biosynthèse des phéromones, et des gènes codant pour leurs récepteurs. Elle cherchera à relier ces bases moléculaires de la communication chimique à celles du comportement (neurotransmetteurs) et de la reconnaissance du soi (complexe majeur d'histocompatibilité = CMH). À la fin des années soixante-dix, on montrera ainsi que comme son soi biologique, l'odeur de l'individu caractérisant son pouvoir d'attraction sexuelle dépendrait du CMH. L'incompatibilité génétique s'opposerait à l'histocompatibilité mais aussi, du point de vue reproductif et par le biais des phéromones, à une consanguinité qui appauvrirait le génome. On voit que l'histoire des phéromones correspond aussi à la pénétration du paradigme moléculaire dans l'éthologie contemporaine.

L'explosion de la communication chimique au lendemain de la seconde guerre.

Laissons de côté ces développements les plus récents pour nous interroger : quels sont les facteurs historiques responsables de la brusque accélération des travaux sur les communications chimiques au cours des années cinquante et soixante ? On peut distinguer quatre facteurs ayant pu jouer ce rôle de catalyseur : les progrès de la chimie analytique, les perspectives d'application pratique, les perspectives éthologiques nouvelles, et enfin, au-delà du champ éthologique, les perspectives de rencontre avec d'autres disciplines. Envisageons maintenant chacun de ces facteurs.

Les progrès de l'analyse chimique

La compréhension de la science comme « pensée empirique inventive » selon l'expression de Bachelard implique non seulement l'attention portée à ses énoncés, ses théories et à ses transformations conceptuelles mais aussi aux conditions de sa « matérialité », notamment à l'évolution des techniques. Le premier des facteurs expliquant le renouveau de la communication chimique est représenté par les progrès dans l'exploration des molécules organiques réalisée au lendemain de la seconde guerre mondiale. Pour comprendre la prouesse technique et le labeur qu'avait représentés les travaux chimiques de Butenandt, il suffira de rappeler que l'isolement de quelques dizaines de mg d'ecdysone avait nécessité le traitement de 500 kg de vers à soie c'est à dire 50 000 femelles, et que celui du bombykol s'était effectué lui, à partir de 500 000 femelles.

La chromatographie en phase gazeuse (CPG) permettra, dans les années soixante, le travail sur 1 000 fois moins d'insectes. Cette technique d'analyse était, comme son nom l'indique, particulièrement bien adaptée à l'étude des substances volatiles. Elle avait été développée dès 1941 par les Anglais James et Martin, et avait sommeillé pendant dix ans jusqu'à son application à l'analyse des odeurs d'origine naturelle, notamment les essences végétales. Elle se répandra dans les laboratoires après sa commercialisation au milieu des années cinquante, et ne cessera alors de se perfectionner en sensibilité et en sélectivité. À partir des années soixante-dix, on la couplera avec d'autres techniques déjà utilisées pour l'exploration des molécules comme la résonance magnétique nucléaire (RMN), la spectrométrie de masse ou la spectrométrie infrarouge. Le travail deviendra alors possible sur quelques glandes seulement. Les progrès seront spectaculaires dans l'analyse quantitative mais aussi d'un point de vue qualitatif : le problème de l'identification des substances dans les mélanges complexes sera ainsi progressivement résolu (chromatogrammes, osmodiagrammes). Le bombykol se révélera une des rares substances constituant à elle seule la phéromone sexuelle. À la fin des années quatre-vingt, le travail de détermination des structures chimiques est devenu considérable, mais ceci nous éloigne, bien sûr, du champ strictement éthologique.

Les perspectives d'applications pratiques

Si les progrès techniques furent des conditions favorisantes, il n'expliquent pas, à eux seuls, les motivations profondes de ces recherches sur les phéromones qu'il nous faut maintenant comprendre.

Une de ces motivations apparaît comme très pragmatique, à savoir les perspectives d'application en agriculture. À partir des années cinquante, la recherche sur les phéromones était liée à l'espoir de trouver une alternative aux insecticides, utilisés massivement depuis la fin de la dernière guerre avec les conséquences environnementales que l'on sait : toxicité, apparition de nouveaux ravageurs résistants, etc. Les méthodes d'analyse envisagées plus haut pouvaient être utilisées pour guider la synthèse ou l'hémisynthèse de phéromones, ou d'analogues structuraux².

2. L'intérêt de synthétiser des phéromones est aussi plus fondamental. On dispose de quantité de produits en quantité suffisante pour réaliser des expériences d'attraction et de répulsion. On peut tester des substances chimiquement voisines de la phéromone en vue de l'étude des structures réactogènes. Enfin les synthèses permettent des hypothèses sur la biochimie *in vivo* de ces substances.

Les premières phéromones seront testées sur le terrain au début des années soixante, et seront commercialisées à partir des années soixante-dix, avec les matériels destinés à les diffuser et différents pièges à insectes utilisant les phéromones comme appât. Leur utilisation en agriculture s'intégrera ensuite dans le concept plus réaliste de lutte intégrée, à la suite notamment des travaux effectués à l'INRA³.

Les perspectives éthologiques nouvelles.

Une autre motivation était représentée par les perspectives éthologiques nouvelles ouvertes par l'identification de molécules phéromonales, c'est-à-dire de signaux chimiques spécifiques, notion qui a eu du mal à s'imposer. Si l'on considère la dynamique d'ensemble de l'histoire des phéromones, il semble en effet que seule leur identification matérielle effective imposera définitivement et clarifiera l'idée d'un sens chimique chez l'animal. La communication chimique animale s'est longtemps trouvée occultée en tant que phénomène spécifique par la difficulté d'interpréter les réactions comportementales des animaux à la stimulation chimique.

Pour comprendre les difficultés initiales de la communication chimique, il faut reprendre la question des tropismes au début du siècle, alors que Jacques Loeb avait étendu cette notion à toutes les réactions des êtres vivants causées par des agents chimiques et physiques. La question des tropismes va alors concerner tous les problèmes concernant les réactions attractives et répulsives, et le débat initial entre H. S. Jennings et de Jacques Loeb portera sur le caractère adaptatif ou non de telles réactions. Après les fameux travaux de Jennings sur le chimiotropisme des paramécies (1897-1906), la question se déplacera sur la « cinétique » des tropismes : on étudie les mouvements réactionnels du vivant en faisant varier les conditions expérimentales. Se développent des études portant sur le chimiotropisme végétal, bactérien, et celui des métazoaires inférieurs, notamment les insectes. L'hypothèse du rôle des « odeurs » dans le comportement des insectes (attraction des papillons mâles) avait été très précoce [Fabre 1882-1907]. Le chimiotropisme chez les insectes pouvait, par exemple, être étudié à l'olfactomètre : une soufflerie envoie un léger courant d'air chargé de substance odorante et les pourcentages d'animaux attirés permettaient de tracer des courbes d'activité des substances. Au début du siècle, la force des chimiotropismes était mesurée en faisant interférer différents tropismes, ce qui permettait d'évaluer les at-

3. L'utilisation des phéromones des mammifères dans la protection des espèces ou en élevage fait l'objet de recherches actuelles.

tractions et les répulsions et de montrer quelles combinaisons pouvaient se produire dans le milieu naturel. On étudiera ainsi très tôt les chimiotropismes alimentaires, le chimiotropisme entre plantes et insectes, le chimiotropisme entre congénères, les chimiotropismes sexuels : V.G. Kellog montre ainsi l'existence de la substance attractrice sécrétée par les femelles du *Bombyx mori* qui sera plus tard isolée par Butenandt [Kellog 1907]. À la même époque, Karl Von Frisch étudie la potentialité olfactive des abeilles et montre le rôle des antennes dans la perception des odeurs [Von Frisch 1921]. On s'intéressera aussi aux détails de l'orientation chimiotropique, à savoir à l'existence ou non de « rayons d'odeur ».

Lors de tous ces travaux⁴, la spécificité de certains de ces agents chimiotropiques avait été très vite perçue. Mais à la suite de Loeb et Jennings, on aura tendance à classer dans les tropismes toutes sortes de réactions à des stimuli externes. Il faut voir dans ce groupement de faits de natures différentes une des raisons de la relative occultation de la communication chimique. On décrira longtemps sous le nom de « chimiotaxie » (ou de chimiotropisme) de nombreuses réactions à des stimuli chimiques, sans distinguer les réponses aux signaux spécifiques et les réponses à des agents du milieu. De fait, la communication chimique n'est pas toujours distinguable de la simple chimiotaxie par la qualité motrice de la réaction. Les deux phénomènes de chimiotaxie et de communication orientée ne se distingueront clairement que plus tard, par la nature du stimulus réactogène : les signaux de communication chimique sont des molécules organiques bien spécifiques. L'identification de ces molécules sera un moment capital de la construction du concept de signal chimique.

Par ailleurs, malgré les travaux sur les chimiotropismes décrits plus haut, et étant donné la vogue de la psychophysique, on s'intéressera longtemps davantage aux signaux acoustiques et visuels qu'aux signaux chimiques. La distinction entre agent chimique et signal chimique a été plus difficile que la distinction entre lumière (phototropisme) et signal lumineux, ou entre bruit et signal acoustique. De plus, ce sont ces signaux physiques, les principaux utilisés chez l'homme, qui vont d'abord retenir l'attention des naturalistes et des psychophysiologistes, anthropomorphisme oblige⁵.

4. Sur la question des tropismes, cf. Viaud, 1951.

5. La psychophysologie sensorielle développera un grand nombre de techniques (olfactométrique, gustatométrique) destinées à l'étude de la sensibilité chimique chez l'homme. Des montages comparables seront utilisés pour l'étude quantitative des stimuli chimiques chez l'animal. Les réponses enregistrées chez l'animal sont des réactions spontanées d'attraction ou de répulsion, ou des réactions conditionnées, sui-

L'autre conséquence de l'anthropomorphisme est la distinction entre goût et olfaction sur un critère artificiel de distance, l'odorat n'étant qu'un contact à distance selon la conception de Charles S. Sherrington, reprise par Maurice Pradines [Pradines 1943, 422]. Même Karlson distinguait les phéromones agissant par voie olfactive et celles agissant par voie orale [Karlson 1960]. Comme le fait observer Yveline Leroy, cette distinction est réellement pertinente chez l'animal si on applique ce critère de distance à la matérialité du stimulus plus qu'aux individus émetteurs ou récepteurs. Le stimulus chimique peut avoir une certaine distance à parcourir (distanciation spatiale) ou être déposé de manière temporaire (distanciation temporelle)[Leroy 1987, 32]. En outre, il existe des organes chimiorécepteurs chez l'animal, distincts des organes du goût « qui ne testent que des degrés d'amer, d'acide, de salé et de sucré d'un aliment au moment même de son ingestion » [Leroy 1987, 33]. En ce sens, l'organe du goût n'est pas un organe de communication. D'où le concept plus général de chimioréception ou de « sens chimique » qu'il fallait progressivement substituer aux notions anthropomorphiques de goût et d'olfaction. Ces notions représentèrent en réalité un obstacle épistémologique à la communication chimique.

La communication chimique s'est donc difficilement dégagée des autres formes de sensorialité, physique et chimique. Toute sensibilité chimique n'est pas un acte perceptif ou si l'on préfère toute relation faisant intervenir une substance chimique n'est pas une communication vraie (on verra plus loin la difficulté de définir ce qu'est une communication vraie). Avant les années trente, malgré l'extension de la chimie qui pose déjà le problème des matériaux de l'olfaction et des odeurs, l'importance du sens chimique chez l'animal n'est pas complètement reconnue. On distingue encore mal, semble-t-il, des notions comme chimiotropisme et communication chimique, goût et olfaction.

Le concept de phéromone va néanmoins se préciser peu à peu. Mais on cherche souvent à assimiler le signal phéromonal à d'autres signaux chimiques déjà connus comme les hormones, comme le fera encore Butenandt presque trente ans plus tard. Le terme proposé par A. Bethe en 1932 est ainsi celui « d'ectohormone » : produit de sécrétions émis par un individu d'une espèce donnée qui déclenche une réaction spécifique chez un individu d'une même espèce [Bethe 1932]. Sa définition est très proche de celle que donnera Butenandt, et suggère comme elle, par la spécificité de l'action, l'analogie fonctionnelle avec l'hormone. L'ectohor-

vant les méthodes d'étude comportementale des sensibilités animales, et plus tard des réponses électrophysiologiques.

monie est une substance comparable à l'hormone, mais qui agit en dehors de l'organisme. Cette notion se distingue nettement de celle d'odeur ; à la fois plus large (l'ectohormone est une substance volatile ou non) et plus étroite (l'ectohormone a une action intraspécifique et réactogène). Elle se distingue aussi de celle de substance chimiotropique, car elle ne précise pas la nature des réactions (réaction motrice élémentaire, d'orientation de la locomotion pour la substance chimiotropique).

Au même moment, A. Pickens propose le terme de « sociohormone », substance chimique paraissant intervenir dans la régulation des sociétés d'insectes [Pickens, 1932], terme qui sera repris par P.P. Grassé lorsqu'il voudra souligner le rôle des signaux de communication dans l'effet de groupe. Le sens des relations sémiachimiques commencera à être perçu avant l'identification précise des premières molécules impliquées dans ces relations, qui aura lieu presque trente ans plus tard. Mais l'identification des phéromones se révélera alors très compatible avec le programme très déterministe de la nouvelle éthologie, sinon même exigé par elle. Car les années euphoriques où sont établies les bases chimiques de la communication animale sont aussi celles du triomphe de l'éthologie « objectiviste » de Konrad Lorenz et Niko Tinbergen, qui se situe dans le cadre du discrédit de la psychologie introspective et des « facultés », et dans le cadre du paradigme béhavioriste. Pour elle, les signaux sont simplement des stimuli susceptibles de déclencher des modifications spécifiques du comportement. Son programme est d'isoler expérimentalement les éléments de comportement ayant valeur de signaux spécifiques pour la réalisation d'éthogrammes⁶. Quelles que soient les différences subtiles données au concept de signal, simple stimulus déclencheur d'un comportement⁷ débarrassé de toute charge ou fonction sémantique (Lorenz), ou stimulus significatif (Grassé), il devenait très souhaitable et urgent de se mettre en quête de la matérialité de ce signal par l'identification de molécules signalisatrices. Là devait commencer le travail des chimistes.

On montrera vite les limites étroites de la conception du signal de communication qu'avait l'éthologie primitive : ainsi les signaux sont souvent spécifiques, mais la même information peut être portée par des signaux différents (redondance du code). Une même phéromone peut agir de façon différente selon sa concentration. Dans les mélanges phéromonaux, certaines substances agissent en synergie, d'autres s'inhibent réciproquement. Une phéromone, outre qu'elle est un mélange de produits, nécessite souvent la présence d'autres signaux chimiques pour être

6. ou, si l'on veut, les comportements de communication sont des échanges de stimuli, en particulier chimiques.

7. stéréotypé, d'origine strictement génétique, ou résultat d'apprentissage.

efficace. Le même signal peut entraîner ou non des réponses. Les signaux sont génétiquement programmés mais le comportement de communication n'a pas qu'une origine strictement génétique. Le contexte, l'expérience individuelle, les facteurs écologiques jouent un rôle important dans les émissions et les réponses aux signaux. En résumé, la communication chimique est extrêmement modulée. Il faudra donc se demander dans quel contexte chimique, physiologique, de vie sociale, d'environnement, bref dans quel contexte épigénétique un signal présumé aura vraiment valeur de signal.

Il n'empêche que dans les années cinquante, les phéromones ouvrent la possibilité d'études beaucoup plus fines des comportements. En précisant le rôle de chaque composé phéromonal dans le comportement, on peut découvrir des comportements plus discrets et aboutir à la découverte d'autres phéromones. Le couplage étroit chimie — biologie deviendra nécessaire et aussi extrêmement heuristique. Les phéromones créent même une nouvelle dynamique éthologique par le renouvellement de l'étude des sociétés animales et de la compréhension de la structuration de la vie sociale et des groupes animaux. De plus elles réactivent d'anciennes problématiques éthologiques concernant l'ontogénie et la phylogénie des comportements.

Sur le plan ontogénétique, les phéromones stimulent le vieux débat entre partisans de l'acquis et de l'inné en permettant le développement de nouvelles procédures expérimentales les mettant en jeu. Elles renvoient dos à dos les thèses génétistes et épigénétistes, en renforçant le génétisme du côté de l'émetteur et l'épigénétisme du côté du récepteur, l'apprentissage servant plus souvent à l'identification d'un signal⁸.

Sur le plan phylogénétique, la communication chimique questionne l'éthologie transformiste. L'écologie comportementale qui pour certain naît avec l'ouvrage de Wilson [Wilson 1975] et développée notamment par les Britanniques John Krebs et Nicholas Davies cherche à interpréter les comportements de communication dans une perspective évolutionniste [Krebs & Davies, 1978]⁹. Dans cette perspective, le type de signal utilisé dans un comportement de communication doit améliorer l'adapta-

8. Le signal est considéré comme un déclencheur de comportements déjà installés dans les psychismes animaux et humains de façon pré-programmée (activité instinctive : éthologie), ou à la suite d'apprentissage (conditionnement : psychologie animale béhavioriste)

9. Son postulat central est que les animaux améliorent leur adaptabilité par un comportement optimal. Un comportement de communication, conçu chez l'animal comme une transmission *intentionnelle* mais inconsciente d'information, apparaîtrait ainsi parce qu'il favorise l'adaptation de l'émetteur (et non celle des récepteurs) sans que la quantité et la précision de l'information émise soit nécessairement améliorée.

bilité. Au cours de l'évolution, les signaux chimiques, relativement lents, seraient ainsi les premiers parmi les signaux de communication à apparaître et se seraient ensuite modifiés avec l'amélioration des performances locomotrices de l'animal. Les phéromones des unicellulaires pourraient devenir les hormones des métazoaires. Dans le même ordre d'idée, des hypothèses plus récentes suggèrent que les molécules d'adhésion cellulaire, ébauche du système immunitaire chez les unicellulaires, pourraient donner les molécules codées par le CMH des vertébrés c'est-à-dire les signaux de reconnaissance intercellulaire et les signaux olfactifs interorganiques. Les conflits d'intérêt interspécifiques joueraient un rôle dans l'évolution des systèmes de communication ; les substances défensives des plantes auraient pu être détournées et devenir des substances de localisation chez les insectes, etc. Mais toutes ces interprétations restent très hypothétiques¹⁰. Car l'étude comparée des appareils de productions de signaux et celle des récepteurs s'avère décevante : aucun phylétisme ne peut être mis en évidence. Selon Yveline Leroy, « la communication chimique met en doute l'évolution graduelle sauf dans le cas de très petites coupures taxinomiques » [Leroy, 1987, 304]¹¹. Il reste donc difficile d'interpréter la communication chimique d'un point de vue phylogénétique.

La rencontre avec l'écologie et la physiologie

Si le concept de phéromone renouvelle l'éthologie, son extension possible à tout le règne animal, et notamment aux vertébrés, lui fera déborder le champ strictement éthologique et rencontrer la physiologie, l'écologie, et même, comme on le verra, les sciences humaines, disciplines qui, en retour, stimuleront les recherches sur les signaux chimiques.

Il constituerait un caractère phénotypique lié au génotype mais modifiable. L'évolution des systèmes de communication pourrait résulter de mécanismes impliquant une dialectique entre pression de sélection et exploration des potentialités des génomes.

10. Comment s'est créée génétiquement l'extrême complexité et la diversité des systèmes de communication chimique ? La diversification de ces systèmes au niveau cellulaire ne peut se concevoir sans une évolution « concertée » de la cellule émettrice et de la cellule réceptrice, de manière à préserver la comptabilité de leurs signaux et de leurs récepteurs. Ceci évoque bien entendu, les stratégies de l'immunité (réarrangements génétiques créant la diversité des lymphocytes) et de l'ontogenèse du système nerveux (darwinisme neuronal et « concertations » cellulaires avant l'établissement des connexions cérébrales définitives, créant la diversité des circuits neuronaux). Ces stratégies permettent d'exprimer des signaux et des récepteurs compatibles, tout en créant la diversité.

11. De plus, les signaux sexuels sont d'abord des appels avant d'être des facteurs primaires d'isolement des espèces donc responsable de la sélection sexuelle ; leur différenciation se ferait de façon secondaire. La communication chimique remet en cause le caractère opérant de l'agressivité dans l'organisation des sociétés de mammifères.

Considérons d'abord la physiologie. En dehors du strict champ éthologique, les phéromones des insectes avaient stimulé les recherches neuro-physiologiques. Avec le développement de l'électro-antennographie (60) l'électrode d'enregistrement sera placée à la base de l'antenne, et plus tard (70), on passera aux enregistrements unitaires dans une catégorie de cellule sensorielle déterminée sur l'antenne. Il s'agit d'une première rencontre éthologie — physiologie dans la mesure où l'on s'intéresse aux effets physiologiques des phéromones. De telles recherches peuvent être menées en dehors de toute préoccupation strictement éthologique. Néanmoins des études fines exigeant l'utilisation de substances pures pouvaient par là stimuler les recherches sur les phéromones. Par ailleurs jusqu'ici nous n'avons considéré que les phéromones chez les insectes. Dès 1938, Von Frisch avait mis en évidence des « substances d'effroi » chez le poisson. Mais les années cinquante marquèrent les vrais débuts de l'étude des communications chimiques chez les Vertébrés, par la mise en évidence des effets des odeurs sur la fécondité de la souris¹². À la même époque, R. Mykutowycz, en tentant d'éradiquer les lapins d'Australie, commence à étudier en détail leur communication olfactive [Mykutowycz, 1968]. Pendant vingt ans, les recherches sur les effets des stimuli olfactifs sur le comportement et la physiologie des mammifères vont se développer, même si on discute les mécanismes de l'olfaction sans percevoir l'importance des relations sémiologiques chez ces mammifères. L'éthologie bénéficiera indirectement de ces recherches. Au cours des années soixante-dix, les chimistes réalisent l'isolement de phéromones à partir des glandes anales ou de l'urine de nombreuses espèces de vertébrés (chien, renard, coyote, lion, hyène, furet...). Chez toutes ces espèces, les substances isolées ne pas de simples indices olfactifs. Au delà de la physiologie de l'olfaction, s'affirmera alors l'importance de la communication chimique chez les vertébrés. Le concept de phéromone s'applique bien à la fois aux insectes et aux mammifères¹³.

La rencontre de l'éthologie et de l'écologie correspond, quant à elle, au développement d'autres aspects de la « communication chimique ».

12. L'odeur des femelles provoque chez les femelles l'arrêt des cycles oestriens par allongement de la phase d'anoestrus (effet Lee — Boot) et celle des mâles provoque le déclenchement de l'oestrus et la synchronisation des cycles oestriens (effet Whitten), ainsi que le blocage de la gestation des femelles fécondées par les autres mâles (effet Bruce).

13. Cf. les Congrès d'Édimbourg (1972), de Saratoga Springs (1976), de Paris (1977). L'existence et le rôle de phéromones humaines restent controversés. Ils sont suggérés par les relations olfactives entre mère et nouveau-né, la reconnaissance de fait des odeurs corporelles humaines, et même la synchronisation des cycles menstruels au sein de différentes communautés de femmes. Cf. Brossut, 1996, 133-138.

Les phéromones révéleront une structure chimique voisine des substances d'origine végétale : produits d'exhalaisons des parties végétales des plantes, parfums des fleurs, arômes des fruits. Les relations plantes-insectes (mimétisme, défense chimique, etc.) se révéleront d'ailleurs fascinantes. D'une manière générale, les « facteurs chimiques » sembleront jouer un rôle si important dans la biosphère, que des biochimistes comme Marcel Florkin développeront l'idée d'un continuum biochimique formé par la biosphère et ses extensions métaboliques. Les « écomones » sont définies par lui de manière très large comme tout facteur spécifique ou non exerçant une action dans la persistance ou la constitution d'une communauté biotique. Les phéromones n'en sont qu'une petite partie. Apparaîtront donc des néologismes destinés à élargir le concept de phéromone : les « coactones » de Florkin sont toute substance responsable d'une interaction [Florkin 1966]. Les « substances sémiologiques » (*semiochemical*) proposées par J.H. Law et F.E. Regnier sont toute substance transmettant un message [Law & Regnier 1971], alors que les « substances allélochimiques » proposées la même année par R.H. Whittaker et P.P. Feeny désignent tout facteur chimique d'un organisme affectant la croissance, la santé, le comportement ou la répartition de populations d'autres organismes à l'exclusion des substances nutritives, définition rappelant Florkin [Whittaker & Feeny 1971]¹⁴. Ces derniers auteurs proposeront en outre de distinguer « allomones » procurant un avantage à l'organisme émetteur (substances défensives), et « kairomones » procurant un avantage à l'organisme récepteur (substances de localisation). L'inflation terminologique montre que l'on assiste au développement d'une sémiologie chimie au sens large, cherchant à inclure les relations plantes — insectes, le mimétisme ou la défense chimique, et à la naissance d'une écologie chimique. Le terme générique utilisé pour l'ensemble des substances sémiologiques est encore parfois « écomone », dans un sens plus étroit que celui de Florkin. Certains iront jusqu'à dire de manière abusive que tous les facteurs de l'environnement sont dévolus à la communication.

Définir la communication animale

Ces développements ne sont pas sans poser certains problèmes épistémologiques concernant la définition même du concept de communication animale, comme nous allons le voir maintenant.

14. Les substances allélochimiques désignent encore actuellement tous les messagers chimiques interspécifiques, alors que le terme de phéromone est surtout réservé aux relations intraspécifiques.

En tant qu'elle étudie les comportements de communication, l'éthologie rencontrera les sciences du langage et la théorie de l'information, dont elle importera certains des concepts pour tenter de mieux définir la communication animale et de l'approcher de manière théorique. Le concept de phéromone en sera modifié. De simple stimulus déclencheur elle devient message codé. Le signal chimique se voit attribuer une charge sémantique supérieure.

La sémiotique telle que la concevait Charles W. Morris était un projet épistémologique en même temps qu'une théorie générale des signes applicable à tous les aspects de la situation de communication, des mécanismes biologiques aux processus psychologiques [Morris, 1938]¹⁵. La zoosémiotique de Thomas A. Sebeok [Sebeok, 1972] ou la biosémiotique moléculaire de Florkin [Florkin, 1974] correspondront au développement empirique et naturaliste de cette sémiotique. L'éthologie en tant qu'analyse des caractéristiques des signaux, de leur signification et de leur reconnaissance sera relue dans cette perspective sémiotique [Sebeok, 1977]. Rappelons que, contemporaine de la sémiotique, la théorie mathématique de l'information [Shannon & Weaver, 1949] était initialement destinée à l'origine à la résolution de problèmes techniques. Elle considérait la communication comme un simple transfert d'information dans le temps, à l'aide d'un code indépendant de l'émetteur, du récepteur et du contenu du message (la notion communiquée). Le signal chimique comme la langue sont des messages codés. Wilson tentera ainsi une modélisation mathématique et calculera l'enveloppe odorante théorique créée par le dépôt de la phéromone de piste, en fonction de la longueur de la piste, de la direction et de la force du vent. Il utilisera la théorie de l'information pour calculer la quantité d'information contenue dans une telle piste [Wilson, 1962]¹⁶.

Le concept de communication, entendu comme toute transmission efficace d'une structure signifiante, peut ainsi s'appliquer à une quantité de phénomènes, du niveau moléculaire aux langages animaux et humains. De fait, l'édification d'une sémiotique générale ou de théories générales de la communication relève d'un projet unificateur d'élaboration de modèles utilisables dans les domaines techniques et ceux des sciences humaines et biologiques. Dans ce contexte, la communication chimique paraissait

15. Le signe doit y être étudié sous ses trois dimensions syntaxiques, sémantiques et pragmatiques. Morris était chimiste et behavioriste.

16. À la même époque Wilson collaborera avec le mathématicien Robert H. MacArthur (Université de Princetown) pour développer sa théorie des équilibres spécifiques. Il développera ensuite sa sociobiologie, avec sa très contestable extension humaine, à partir d'une critique de la dynamique des populations, l'éthologie et la théorie synthétique de l'Évolution.

toucher les deux extrémités du monde vivant, puisqu'elle s'était étendue du domaine cellulaire aux mammifères. Après la mise en évidence des principales modalités de la communication intercellulaire par la physiologie nerveuse et endocrinienne (messages chimiques et électriques réalisant une intégration neurohormonale), la communication biologique débordait simplement le cadre cellulaire avec la communication entre organismes animaux¹⁷. À cause de ce caractère universel, on comprend qu'elle pouvait apparaître comme un champ intéressant pour aborder les questions théoriques liées à la communication biologique, sinon comme la justification naturelle idéale pour l'élaboration d'une théorie générale de la communication.

Mais ce projet s'avérera utopique. Les notions de signaux, signes, code, message et doivent être maniés avec prudence. D'une part, il faudra distinguer le plan du signal (et de sa matérialité chimique ou physique), et celui plus général de la communication. D'autre part, il se révélera abusif d'apparenter trop étroitement les différentes formes de communication : humaine, cellulaire, animale.

1. La linguistique et psychologie montreront le caractère réducteur d'une conception de la communication humaine trop centrée sur l'importance du code et négligeant les processus de construction du message et d'élaboration des significations. La communication humaine « dépasse » le code et toute l'information sémantique n'est pas codée, elle peut aussi être inférée¹⁸.

2. La biologie montrera que les propriétés de la communication cellulaire ne permettent pas non plus de l'apparenter facilement aux autres formes de communication. La connaissance des règles physiologiques élémentaires de l'émission et de la réception des signaux et leur formalisation éventuelle n'est pas suffisante pour comprendre la « sémantique » de la communication cellulaire. Comment la cellule décode-t-elle et intègre-t-elle tous ces signaux, et peut-elle produire « du sens » à partir d'une telle complexité, c'est-à-dire une réponse physiologique adaptée? Les rapports entre signifié (la fonction physiologique) et signifiant (la matérialité du signal) supposent l'existence d'un code signifiant. La biologie cherche à reconstruire ce code et ses procédés de décryptage à travers les messages cellulaires et les effets de ces messages, c'est-à-dire les comportements cellulaires. À la différence du langage humain, ce code est parfaitement ignoré de l'observateur. D'un point de vue heuristique, la

17. Elle ne commencera que plus tard à investir le domaine intracellulaire (intégration des messages et interactions avec le génome).

18. Par ailleurs, selon une optique non behavioriste, le langage humain génère des représentations.

démarche des biologistes est donc différente de celle des spécialistes des sciences humaines qui parlent la langue dont ils étudient les effets, les comportements ou usages sociaux.

3. De ce point de vue, la communication animale, qui n'est pas non plus un système de conventions, s'apparente à la communication cellulaire et il n'est pas si simple de l'en différencier. Sa définition doit sans doute porter sur de multiples critères : à la fois transfert d'information, réaction à un stimulus, interaction sociale, échange réciproque mais sans interchangeabilité, acte procurant un avantage ou bénéfice mutuel aux coacteurs, acte adaptatif, acte préparatoire et organisateur de fonction partagée par les coacteurs¹⁹.

Malgré l'importation abusive des concepts, la théorie de la communication ou la théorie des signes, loin d'avoir constitué des obstacles épistémologiques, ont plutôt enrichi les débats éthologiques, puisque l'on s'est efforcé de mieux définir la notion générale de communication chez l'animal. La communication chimique intraspécifique se caractérise peut-être finalement le plus facilement, par l'existence de structures et de mécanismes physiologiques particuliers d'émission et de réception de molécules organiques bien spécifiques comme les phéromones.

Bibliographie

BARBIER, M. ; LEDERER, E.

1960 Structure chimique de la substance royale des reines d'Abeilles, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 250, 4467-4469.

BETHE, A.

1932 Neglected Hormones, *Naturwissenschaften*, 20, 177-181.

BROSSUT, R.

1996 *Pheromones*, Paris : Belin, 1996.

BUTLER, C.G.

1956 Some Further Observations on the Nature of « Queen Substance » and of its Role in the Organisation of a Honey-Bee (*Apis mellifera*), *Proceedings of the Royal Entomological Society*, A, 31, 12-16.

19. Y-a-t'il d'ailleurs une communication végétale? Les substances d'origine végétale comme les kairomones sont-elles des signaux, spécifiquement produits par l'émetteur pour établir la communication, ou de simples indices, comme les odeurs, manifestant la présence de l'individu mais non destinées à le signaler (mais le signalant cependant)? Le critère d'émission intentionnelle doit-il être retenu pour caractériser un stimulus de communication ou non?

FABRE, J.H.

1882-1907 *Souvenirs d'entomologie. Etudes sur l'instinct et les mœurs des Insectes*, Paris : Delagrave, 1882-1907.

FLORKIN, M.

1966 *Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie*, Paris : Masson, 1966.

1974 Concepts of Molecular Biosemiotics and Molecular Evolution, in : *Comprehensive Biochemistry*, Amsterdam — London — New York : Elsevier, vol 29A, 1974.

FRISCH, K. VON

1921 Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten, *Zoologische Jahrbücher (Physiologie)*, 38, 449-516.

GRASSÉ, P.P. ; CHAUVIN, R.

1944 L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes, *La Revue Scientifique*, 82, 461-464.

KARLSON, P.

1960 Pheromones, *Ergebnisse der Biologie*, 22, 212-225.

KARLSON, P. ; BUTENANDT, A.,

1959 Pheromones (ectohormones) in Insects, *Annual Review of Entomology.*, 4, 49-58.

KARLSON, P. ; LÜSCHER, M.,

1959 Pheromone : a New Term for a Class of Biologically Active Substances, *Nature*, 183, 55-56.

KELLOG, V.G.

1907 Some Silkworm Moth Reflexes, *Biological Bulletin*, 12, 152-154.

KREBS J.R. ; DAVIES N.B. (EDS)

1978 *An Introduction to Behavioural Ecology*, Oxford : Blackwell, 1978.

LAW, J.H. ; REGNIER, F.E.

1971 Pheromones, *Annual Review of Biochemistry*, 40, 533-548.

LEROY Y.

1987 *L'univers odorant de l'animal*, Paris : Société nouvelle des Editions Boubée, 1987.

MORRIS C. W.

1938 Foundations of the Theory of Signs, in : *International Encyclopedia of Unified Sciences*, Chicago : University of Chicago Press, 1938.

MYKYTOWYCZ R.

1968 Territorial Marking by Rabbits, *Scientific American*, 218, 116-126.

PAIN J.

1961 Sur la pheromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques, *Annales de l'Abeille*, 4, 73-158.

PICKENS A.,

1932 Observations on the Genus *Reticulitermes* Holmgren., *The Pan-Pacific Entomologist*, 8, 178-180.

PRADINES, M.

1943 *Traité de psychologie générale, I*, Paris : PUF, 1943.

SEBEOK, T.A.

1972 *Perspectives in Zoosemiotics*, The Hague : Mouton, 1972.

1977 *How Animals Communicate*, Bloomington : Indiana University Press, 1977.

SEGAL, J.

2000 L'histoire de la société Max Planck de 1946 à 1990, continuité et ruptures. *Revue pour l'histoire du CNRS*, 3, 6-21.

SHANNON, C.E. ; WEAVER, W.

1949 *Mathematical Theory of Communication*, Urbana : Illinois University Press, 1949.

VIAUD G.

1951 *Les tropismes*, Paris : PUF, 1951.

WHITTAKER, R.H. ; FEENY, P.P.

1971 Allelochemicals : Chemical Interactions between Species, *Sciences*, 171, 757-770.

WILSON, E.O.

1962 Chemical Communication among Workers of the Fire Ant *Solenopsis saevissima*, 1. the Organisation of Mass Foraging, 2. An Information Analysis of the Odour Trail, 3. The Experimental Induction of Social Responses. *Animal Behaviour*, 10, 134-164.

1963 Pheromones, *Scientific American*, 208, 100-114.

1975 *Sociobiology : the New Synthesis*, Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard University Press, 1975.

WILSON, E.O. ; BOSSERT, W.H.

1963 Chemical Communication among Animals, *Recent progress in Hormone Research*, 19, 673-710.