

LE COMPORTEMENT ANIMAL

Cours, méthodes
et questions de révision

Luc-Alain Giraldeau

Professeur à l'université du Québec à Montréal (UQAM)

Frédérique Dubois

Professeur à l'université de Montréal

2^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : © photo Baronb – Fotolia.com

Illustrations intérieures : Lionel Auvergne

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage. Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, 2009, 2015

5 rue Laromiguière, 75005 Paris
www.dunod.com

ISBN 978-2-10-073916-5

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	XI
Chapitre 1 • Les grandes questions de l'éthologie	1
1.1 L'histoire de l'étude scientifique du comportement	1
a) La psychologie comparée et le behaviorisme américain	2
b) L'éthologie européenne : Tinbergen, Lorenz, von Frisch et un prix Nobel	4
c) La sociobiologie et l'écologie comportementale	6
1.2 Les quatre questions de l'éthologie	8
a) La cause proximale	8
b) La cause ontogénétique	9
c) La cause phylogénétique	9
d) La cause fonctionnelle liée à la valeur de survie	10
e) De quatre à deux questions	11
1.3 À quoi sert de distinguer les causes ?	11
Pour en savoir plus	15
Questions de révision	15
Réponses	15
Chapitre 2 • Les causes proximales	17
2.1 Les stimuli externes	18
a) L'agencement des modalités et des sensibilités : le <i>umwelt</i>	19
b) Deuxième niveau de filtration : les détecteurs de patterns	20
c) Déclencheurs, stimuli généraux	22
2.2 Les causes proximales internes	27
a) Les horloges biologiques	27
b) Les hormones	28
2.3 La motivation : intégration des stimuli	30
Pour en savoir plus	31
Questions de révision	32
Réponses	32
Chapitre 3 • L'ontogenèse	33
3.1 Les difficultés du débat inné-acquis	33
a) Les multiples définitions de l'inné ?	34
b) Le rôle des gènes dans la fabrication d'un être vivant	34

Table des matières

c) Un génome n'est pas un plan	36
d) L'influence du milieu sur les gènes	36
3.2 Ontogénèse des comportements sexuels	38
a) Hormones : effets organisateurs et déclencheurs	38
b) Les multiples conséquences de l'exposition à la testostérone pendant l'embryogenèse	40
3.3 Ontogénèse des comportements sociaux	42
a) L'empreinte filiale	43
b) L'empreinte sexuelle	47
3.4 Ontogénèse du chant d'oiseau	49
Pour en savoir plus	52
Questions de révision	52
Réponses	53
Chapitre 4 • L'apprentissage	55
4.1 Qu'est-ce que l'apprentissage ?	56
4.2 L'apprentissage associatif et non associatif	58
a) Apprentissage non associatif	58
b) Apprentissage associatif	61
c) Règles générales du conditionnement : contiguïté et ordre	64
4.3 La table n'est pas aussi rase que le croit le behaviorisme	66
a) Une exception de taille : l'apprentissage des aversions alimentaires	66
b) Les limites au conditionnement opérant	68
4.4 La cognition animale	68
a) L'apprentissage spatial	69
b) L'apprentissage de l'image de recherche	71
c) L'apprentissage social	72
Pour en savoir plus	80
Questions de révision	80
Réponses	81
Chapitre 5 • Évolution et sélection naturelle	83
5.1 Sélection naturelle : conséquence des réplicateurs	84
5.2 L'adaptation : conséquence de la sélection naturelle	88
5.3 Sélection de groupe	90
5.4 Sélection de parentèle	93
5.5 Sélection sexuelle	95
Pour en savoir plus	98
Questions de révision	99
Réponses	99

Chapitre 6 • L'exploitation des ressources	101
6.1 Les ressources	102
6.2 L'optimalité	102
6.3 Choix optimal des ressources	104
a) Le modèle	104
b) Tests du modèle	106
c) Les autres usages du modèle	108
6.4 L'exploitation optimale d'une parcelle	109
a) Le théorème de la valeur marginale	110
b) Tests du modèle	112
6.5 Exploitation et compétition intraspécifique	115
a) La distribution idéale libre	116
Pour en savoir plus	120
Questions de révision	120
Réponses	121
Chapitre 7 • Aggression et défense des ressources	123
7.1 Combats dangereux et combats rituels	124
7.2 Une approche par les jeux	125
a) Le jeu faucon-colombe	126
b) Opposants de forces inégales	129
c) Organisation sociale au sein des groupes	130
7.3 Ce qui rend les ressources défendables	132
a) Approche économique à la défense territoriale	132
b) Qu'est-ce qu'une ressource défendable ? (dimensions spatiales et temporelles)	137
c) Stratégies qui contournent l'aggression	137
Pour en savoir plus	142
Questions de révision	143
Réponses	143
Chapitre 8 • Comportements reproducteurs	145
8.1 La différence entre un mâle et une femelle	146
a) Conséquences de l'anisogamie	146
b) Le principe de Bateman et la généralisation de Trivers	146
c) Trivers et la sélection sexuelle	147
8.2 La sex-ratio	149
8.3 Comportements issus de la sélection intra-sexuelle	150
a) Les compétitions qui précèdent l'accouplement	151
b) Les compétitions qui suivent l'accouplement	152
8.4 Comportements découlant de la sélection intersexuelle	153
a) Obtention de bénéfices directs	154
b) Obtention de bénéfices indirects	154
c) Transmission culturelle des préférences	158

Table des matières

8.5 Régimes d'appariement	159
a) La monogamie	159
b) La polygynie	160
c) La polyandrie	162
d) La polygynandrie	162
e) Stratégies alternatives	163
8.6 Soins parentaux	163
a) Qui prend soin des petits ?	163
b) Ajustement de la quantité de soins en fonction de la qualité du père	164
c) Conflits entre les parents et leurs descendants	164
Pour en savoir plus	166
Questions de révision	167
Réponses	167
Chapitre 9 • Communication et information sociale	169
9.1 Les types de communication	169
a) Qu'est-ce que la communication ?	169
b) Communication vraie	171
c) Manipulation	173
9.2 Indiscrétion	178
a) Indiscrétion intra-spécifique	178
b) Indiscrétion interspécifique	179
9.3 Information sociale	181
a) Les indices sociaux	181
b) Information sociale et information publique	181
9.4 Origine des signaux	182
a) La ritualisation	182
b) L'exploitation sensorielle	186
9.5 Modes et fonctions de la communication	186
a) Signaux olfactifs	186
b) Signaux sonores	187
c) Signaux visuels	188
c) Signaux tactiles et électriques	189
Pour en savoir plus	189
Questions de révision	191
Réponses	191
Chapitre 10 • Coopération	193
10.1 Une approche évolutive à la coopération	194
a) La coopération inconditionnelle	194
b) La coopération conditionnelle	195
10.2 Le mutualisme inconditionnel	196
a) Les avantages réduisant la préation	197
b) Les avantages améliorant l'exploitation des ressources	198

Table des matières

10.3 Le népotisme altruiste	199
a) Népotisme chez les vertébrés	201
b) Népotisme chez les invertébrés : les castes stériles chez les insectes sociaux	203
c) Les mécanismes de reconnaissance des apparentés	204
10.4 Le mutualisme conditionnel	206
a) L'émergence de la stratégie donnant-donnant	207
10.5 L'altruisme réciproque	210
10.6 La coercition	211
Pour en savoir plus	212
Questions de révisions	213
Réponses	213
Glossaire	215
Références bibliographiques	231
Index	237

AVANT-PROPOS

Pourquoi fallait-il écrire ce livre sur le comportement animal ? Cette question n'est pas banale et nous nous la sommes posée très sérieusement avant de nous embarquer dans l'écriture de cet ouvrage. Il ne manque pas de livres sur le sujet en anglais, allant de l'introduction très générale jusqu'au livre spécialisé. Mais, bien que l'anglais soit de première nécessité à quiconque veut s'engager dans une carrière scientifique, ce n'est évidemment pas l'objectif de l'ensemble des étudiants. Un livre de cours en français nous semblait de ce fait particulièrement utile et nécessaire.

Les ouvrages existants ne conviennent pas à l'enseignement d'un premier cours de comportement, s'adressant plutôt à des étudiants avancés au niveau master ou même en doctorat. Il manquait donc un livre en français offrant un survol de l'ensemble des notions fondamentales du comportement animal et rédigé pour les étudiants qui abordent ces questions pour la première fois.

Nous avons élaboré ce livre à partir des cours que nous enseignons tant à l'université du Québec à Montréal qu'à l'université de Montréal. C'est grâce aux questions et aux commentaires de nos étudiants que nous avons fait évoluer nos explications et nos exemples afin de rendre la matière plus vivante. Nous les en remercions. Nous sommes aussi très reconnaissants aux nombreux collègues qui ont commenté tout ou partie de notre ouvrage et particulièrement Odile Petit, primatologue, chargée de recherche au CNRS à l'institut Pluridisciplinaire Hubert-Curien de Strasbourg et Vincent Fourcassié, chargé de recherche au CNRS à l'Université Paul Sabatier de Toulouse. Tous deux se sont donné la peine de lire l'ouvrage dans son intégralité et nous ont fourni très aimablement et sans complaisance des commentaires et des suggestions particulièrement pertinentes. Nous leur sommes redevables de cet effort qui a sans l'ombre d'un doute contribué à améliorer le contenu et la présentation de ce livre. Nous remercions aussi les professeurs Louis Lefebvre de l'université McGill et Frank Cézilly de l'université de Bourgogne, Philipp Heeb, chargé de recherche au CNRS à l'université Paul Sabatier ainsi que Julie Morand-Ferron, stagiaire post-doctorale et chargée de cours à l'UQAM pour leurs généreux commentaires sur plusieurs chapitres.

Dans cette deuxième édition nous avons apporté quelques changements. Nous avons surtout donné écho à l'émergence de nouveaux sujets d'intérêt en comportement animal. Notamment, nous avons ajouté des sections qui portent sur les effets épigénétiques et aux différences individuelles que plusieurs assimilent à des personnalités animales. Nous avons aussi raccourci certaines sections, notamment le chapitre

Avant-propos

sur les causes proches. Enfin nous avons déplacé le chapitre sur l'évolution et la sélection après les causes proches, où son emplacement illustre son importance pour aborder les sujets des chapitres qui suivent.

Luc-Alain Giraldeau et Frédérique Dubois,
Montréal, mai 2015.

LES GRANDES QUESTIONS DE L'ÉTHOLOGIE

PLAN

- 1.1 L'histoire de l'étude scientifique du comportement
- 1.2 Les quatre questions de l'éthologie
- 1.3 À quoi sert de distinguer les causes ?

OBJECTIFS

- Découvrir l'origine et la conséquence de la coexistence de deux courants de pensée qui opposent les sciences humaines et la biologie au sujet de l'étude du comportement animal.
- Apprendre que l'éthologie contemporaine est issue d'influences diverses, tant de la psychologie behavioriste que de la zoologie et de l'écologie animale.
- Distinguer les quatre types de questions qui fondent l'éthologie contemporaine afin d'éviter les problèmes qui découlent d'une confusion entre la cause et la fonction d'un comportement.

1.1 L'HISTOIRE DE L'ÉTUDE SCIENTIFIQUE DU COMPORTEMENT

Le comportement des animaux intéresse les Hommes depuis toujours, ne serait-ce que pour pouvoir améliorer l'efficacité de la chasse, la pêche et l'élevage. Ainsi on retrouve d'anciens traités sur le comportement animal, qu'il s'agisse de textes d'Aristote, de bestiaires du Moyen Âge ou de traités des naturalistes européens des XVIII^e et XIX^e siècles. L'origine de l'éthologie, l'étude scientifique du comportement, se situe au milieu du XIX^e siècle avec l'avènement du darwinisme. La théorie darwinienne vient bouleverser la façon dont on conçoit le rapport entre les animaux et l'Homme (encart 1.1), bouleversement qui encore aujourd'hui provoque des débats quelquefois enflammés. Dans ce chapitre, nous parcourrons l'évolution de l'étude scientifique du comportement pour mieux comprendre l'éthologie qui se pratique de nos jours.

a) La psychologie comparée et le behaviorisme américain

La renommée de Charles Darwin (1809-1882) vient surtout de la publication en 1859 de *De l'Origine des espèces*, œuvre phare dans laquelle il présente des arguments fort bien étayés sur le processus de sélection naturelle et ses conséquences. Mais son influence ne s'arrête pas là car il a aussi écrit en 1872 ce qui pourrait être le premier traité de psychologie comparée, *L'Expression des émotions chez les hommes et les animaux*, dans lequel il fait état de nombreuses similitudes entre le comportement animal et humain. Cette démarche qui compare les conduites animales et humaines afin d'établir une continuité biologique entre les deux fut reprise et développée à l'extrême par son collègue d'origine canadienne, George Romanes (1848-1894), à qui on doit d'avoir fondé la **psychologie comparée** à partir de ses nombreux ouvrages sur l'intelligence animale.



ENCART 1.1 Les deux courants historiques

Bien qu'il existe plusieurs façons d'aborder le comportement, on peut reconnaître deux traditions distinctes : l'une, plutôt cartésienne, tient animaux et humains comme catégories qualitativement dissemblables alors que l'autre, darwinienne, soutient la continuité biologique entre animaux et humains, et donc l'existence de différences purement quantitatives. Nous allons explorer les tenants de ces deux traditions encore présentes aujourd'hui dans les débats sur l'étude des comportements animal et humain.

a) L'approche cartésienne

Fondée sur la dualité corps-esprit du philosophe et mathématicien français René Descartes (1596-1650), elle affirme que l'Homme partage un corps mécanique (physiologique) avec les animaux mais qu'il est le seul à posséder une âme, siège des passions et de la raison. Cette dichotomie humain-animal a pour conséquence que l'étude du comportement animal ne peut réellement apporter un éclairage pertinent aux questions portant sur la nature humaine. L'étude de la mécanique des comportements élémentaires, involontaires, de l'ordre du simple réflexe chez l'animal, peut éclairer les comportements équivalents chez l'Homme, mais pour ce qui est de comportements plus élaborés qui relèvent de l'âme, l'étude animale n'est plus pertinente. On se détournera alors de la biologie pour aller vers les sciences humaines, telles la philosophie, la psychologie, la littérature et la psychanalyse, pour ne citer qu'elles.

b) L'approche darwinienne

Elle suppose une continuité entre animaux et humains du fait que nous avons tous partagé les mêmes ancêtres lointains. Ainsi, s'il existe des différences indéniables entre l'humain et les animaux, celles-ci ne seraient que de nature quantitative. L'humain, par exemple, peut être plus intelligent qu'un chimpanzé ou un chat, mais ce ne serait là qu'une différence de degré. Cette vision réfute donc toute possibilité de distinction qualitative entre humains et animaux, et ceux qui s'en réclament s'emploient sans relâche à démontrer cette continuité. Nous verrons comment cet effort a débuté avec Charles Darwin, puis avec son collègue de Cambridge, Georges Romanes, et se poursuit encore aujourd'hui.

À l'époque de Romanes, l'histoire naturelle était loin d'être quantitative. Lorsqu'il s'agira pour lui, par exemple, de démontrer qu'animaux et humains partagent la même capacité à imiter les autres, il lui suffira de rapporter les détails anecdotiques de l'histoire d'un chat ayant été vu en train d'ouvrir la porte d'entrée de la maison de son maître. L'usage coordonné qu'il faisait de ses pattes avant pour ouvrir la porte, tout en faisant usage d'une patte arrière pour la pousser, suffisait à Romanes pour conclure que ce comportement compliqué ne pouvait avoir été acquis autrement que par l'imitation des actions de son maître. Ainsi était démontrée, selon Romanes, la capacité à déduire du félin : ce que son maître pouvait accomplir de ses mains, lui-même pouvait aussi le réaliser de ses pattes [1].

Cet **anthropomorphisme**, c'est-à-dire la projection d'intentions ou de capacités humaines sur un animal, caractérise les premiers ouvrages de la psychologie comparée. Elle se heurte alors de plein fouet aux approches plus quantitatives et objectivistes. Un chercheur né au États-Unis, Conwy Lloyd Morgan (1852-1936), qui enseigne à Bristol au Royaume-Uni, se rebelle contre cette approche anthropomorphique et qualitative. Il insiste sur l'importance de l'expérimentation et du principe de parcimonie qui se résume maintenant sous le fameux « canon de Morgan » :

Le canon de Morgan

« Un comportement ne doit pas être expliqué par un mécanisme mental complexe lorsqu'il peut tout aussi bien l'être par un mécanisme plus simple. »

 La mention « tout aussi bien » est extrêmement importante. Il ne faut pas que le lecteur conclue trop vite à une obligation de toujours préférer les interprétations les plus simples. Le critère majeur reste la capacité d'une interprétation à rendre compte au mieux d'un phénomène, que cette interprétation fasse appel à des processus nerveux simplistes ou à des processus mentaux élaborés.

Ce principe fait maintenant partie de l'arsenal de l'approche scientifique du comportement. Certains chercheurs aux États-Unis, dont John B. Watson (1878-1958), affirment que les processus mentaux des animaux ne sont pas accessibles à la science. Par contre, les comportements demeurent des manifestations objectives, visibles et mesurables. Ils porteront donc toutes leurs études exclusivement sur le comportement, d'où le nom **behaviorisme** qu'on donnera à cette école, nom tiré de l'américain *behavior* signifiant « comportement ». Le behaviorisme se pratique surtout aux États-Unis dans les départements de psychologie, et soutient que l'inné occupe peu d'importance dans le comportement animal, la majorité des comportements étant issus d'associations acquises par apprentissage. Les behavioristes porteront donc leur attention sur l'apprentissage de ces associations et deux leaders du domaine fourniront des outils expérimentaux majeurs pour y arriver.

- Le physiologiste russe Ivan Pavlov (1849-1936), dont les recherches portaient sur la physiologie du système digestif, œuvre pour laquelle il reçut d'ailleurs le prix Nobel de physiologie et de médecine en 1904, développait une méthode pour

stimuler à volonté la sécrétion salivaire des chiens. C'est de cette façon qu'il découvre le conditionnement classique (ou pavlovien) que nous verrons en détail au chapitre 4.

- Étudiant behavioriste de Watson, Burrhus Frederic Skinner (1904-1990), est connu entre autres pour sa découverte du conditionnement opérant, que nous verrons aussi au chapitre 4, et pour l'invention de l'appareil qui porte maintenant son nom, la boîte de Skinner, un dispositif qui permet de mesurer le nombre de comportements qu'un animal dirige vers une cible visuelle. Cette attitude behavioriste du « tout appris » et l'usage de dispositifs de plus en plus contraignants soulèvent une forte réaction en Europe, particulièrement en Autriche, Allemagne et aux Pays-Bas.

b) L'éthologie européenne : Tinbergen, Lorenz, von Frisch et un prix Nobel

À ses débuts, l'étude biologique du comportement est une affaire essentiellement européenne. Bien qu'il puisse exister aux États-Unis, et ce dès le tournant du xx^e siècle, des pionniers comme Charles Otis Whitman (1842-1910) et Wallace Craig (1876-1954), le behaviorisme y tient une position dominante et c'est en Europe que prendra forme l'étude biologique du comportement : l'éthologie européenne. Cette approche initialement naturaliste naît en réaction au behaviorisme américain. Elle se caractérise au départ par l'étude de comportements dits innés et une approche méthodologique essentiellement fondée sur l'étude d'une grande diversité d'espèces longuement observées, très souvent en liberté ou semi-liberté. Ces pratiques naturalistes contrastent avec celles des behavioristes, qui se cantonnent essentiellement à l'étude de l'apprentissage des rats et des pigeons captifs dans de petites cages et soumis à des conditions expérimentales hautement artificielles.



ENCART 1.2 Konrad Lorenz (1903-1989)

Konrad Lorenz est le philosophe et théoricien de l'éthologie. Il propose un grand nombre de théories qui portent sur les causes mécaniques ou proximales des comportements. Elles ont pour la plupart été rejetées depuis, mais à cause de l'influence qu'elles ont exercées sur le domaine et leur importance historique, elles formeront néanmoins une part importante des sujets abordés dans cet ouvrage. Il s'est fait connaître du grand public par ses nombreux ouvrages de vulgarisation, tels que *L'Aggression, une histoire naturelle du mal* (1977) [2], *Il parlait avec les mammifères, les oiseaux et les poissons* (1970) [3], et *L'Année de l'oie cendrée* (1978) [4], pour ne citer que ceux-là. Emporté dans le tourbillon de la Seconde Guerre mondiale, il rejoint le parti nazi et commet des écrits racistes qu'il n'a jamais répudiés. Capturé par les Soviétiques à la fin de la guerre, il sera longuement emprisonné (1944-1948) dans des conditions difficiles avant de pouvoir retrouver la liberté et l'éthologie. Ce sont les Britanniques, surtout sous l'impulsion de Thorpe à Cambridge, qui feront en sorte que Lorenz puisse retrouver une position d'influence au sein de l'éthologie.

Les fondateurs de l'éthologie sont principalement les Autrichiens Konrad Lorenz (encart 1.2) et Karl von Frisch, ainsi que le Néerlandais Nikolaas Tinbergen (encart 1.3). Von Frisch, le plus âgé des trois, a déjà une forte réputation découlant de ses études, entre autres, sur les capacités sensorielles et la communication des abeilles. Ces trois chercheurs se verront décerner conjointement le Nobel de médecine et de physiologie (le même que Pavlov en 1973 !) en reconnaissance de leur contribution à l'étude des origines des comportements individuels et sociaux, l'éthologie.



ENCART 1.3 Nikolaas Tinbergen (1907-1988)

C'est avant tout un naturaliste aguerri et un tenant de l'approche expérimentale. Il passe ses étés sous la tente, souvent accompagné de plusieurs étudiants, à observer le comportement de goélands. Engagé par l'université de Leyde, il ne sera pas non plus épargné par la guerre. Son opposition au licenciement des professeurs juifs de l'université sous l'occupation nazie le mènera directement dans un camp où l'on maintenait des otages, des intellectuels pour la plupart, qui étaient exécutés en représailles à tout acte de sabotage de la résistance causant la mort d'un membre des forces d'occupation. Tinbergen y passera exceptionnellement deux ans, période qui laissera sur sa santé d'importantes séquelles. Il est connu pour un bon nombre d'élégantes expériences de terrain, qui seront décrites dans les chapitres suivants et dont assez peu ont malheureusement pu être répliquées depuis. Il a surtout contribué à donner à l'éthologie ses méthodes et ses objectifs disciplinaires. En particulier, il a établi les quatre questions fondamentales de l'éthologie, les causes proximales, l'ontogenèse, la phylogénie et la fonction adaptative. Ses premières expériences sur la fonction adaptative ont inspiré un mouvement qui a donné lieu à l'écologie comportementale.

L'éthologie, au départ, se veut la science du comportement inné, ce que les éthologues appellent l'**instinct**, sujet que nous aborderons plus en détail au chapitre 2. Niko Tinbergen publie une des premières synthèses du domaine dans un petit ouvrage devenu un classique depuis, *The Study of Instinct* (1949) [5], qui établit le contenu disciplinaire de l'éthologie. Puis, sa contribution sans doute la plus importante, un article phare (Tinbergen 1963) [6] dans un *festschrift* (il s'agit d'une publication qui rend hommage à un chercheur éminent) pour Konrad Lorenz, où il établit les méthodes et les objectifs de l'éthologie. Tinbergen proclame alors que l'éthologie est tout simplement l'étude biologique du comportement et qu'elle poursuit quatre objectifs : expliquer les causes proximales, le développement, l'évolution et la valeur de survie des comportements. Cet article est devenu un incontournable et marque la fin de la période classique de l'éthologie européenne et le début de l'épanouissement de l'éthologie en un nombre important de sous-disciplines (encart 1.4).



Dans le monde anglo-saxon, le mot *ethology* désigne principalement la discipline pratiquée à l'époque de Tinbergen et Lorenz. C'est l'expression *Animal Behaviour* qui définit maintenant en anglais l'étude contemporaine du comportement animal. En France, le mot « éthologie » n'a pas pris ce sens historique plus restreint et désigne toujours l'ensemble des recherches sur le comportement animal (encart 1.4).



ENCART 1.4 L'éthologie aujourd'hui

L'éthologie appliquée. Elle concerne l'application de l'éthologie à la solution de problèmes pratiques dont plusieurs sont associés à la vie en captivité. Par exemple, une part importante de ces études concerne le bien-être d'animaux utilisés en élevage intensif par l'industrie agroalimentaire, ainsi que les animaux de zoos et de compagnie.

L'éthologie cognitive. La cognition porte essentiellement sur l'usage de l'information obtenue *via* les sens. Il peut s'agir des mécanismes utilisés pour stocker cette information, la mémoire, et aussi les opérations appliquées au traitement de cette information au sein du système nerveux.

L'éthologie humaine. Il s'agit de l'étude biologique du comportement humain, souvent celui des enfants et des nourrissons.

La neuro-éthologie. Partie des neurosciences qui porte sur l'analyse du substrat neurologique des comportements. Les sujets les plus étudiés sont sans doute le chant des oiseaux, l'empreinte, l'apprentissage non associatif et la mémoire spatiale, des sujets que nous aborderons aux chapitres 3 et 4.

L'écologie comportementale (plus rarement appelée étho-écologie ou éco-éthologie). Elle concerne l'étude du comportement à partir d'une approche évolutive pour en étudier soit la fonction, soit sa contribution aux processus évolutifs. L'écologie comportementale englobe aussi la sociobiologie, approche évolutive appliquée aux comportements sociaux.

c) La sociobiologie et l'écologie comportementale

L'intérêt croissant de Tinbergen pour des questions de survie dans les années soixante n'est pas l'effet du hasard. Établi à l'université d'Oxford depuis 1950, il y est sans doute influencé par la présence de nombreux chercheurs en écologie animale regroupés autour de David Lack et Charles Elton.

Pendant la même période, le Britannique William Hamilton (1936-2000) propose la première ébauche de la sélection de parentèle qui permettra, à partir de considérations purement génétiques, d'expliquer l'évolution de comportements altruistes entre individus apparentés (chapitre 5). Pendant ce temps, Robert Trivers, à Harvard, développe la théorie de l'investissement parental, une théorie dont l'objectif est d'expliquer le conflit d'intérêt génétique entre les deux parents (chapitre 8). Un entomologiste, également à Harvard, Edward O. Wilson, rédige en 1975 une synthèse de l'ensemble de ces avancées dans le livre *Sociobiology : The New Synthesis* [7]. Un an

plus tard, un des derniers étudiants de Tinbergen, Richard Dawkins, publie *Le Gène égoïste* [8], ouvrage vulgarisé et percutant sur l'approche évolutive du comportement qui situe au niveau du gène et, non plus de l'individu, l'action de la sélection naturelle (chapitre 5). Ces deux ouvrages marquent l'avènement de la sociobiologie, l'étude évolutive des systèmes sociaux.

Remarque

Le livre de Wilson fut justement critiqué pour son attitude darwinienne impérialiste qui prévoyait qu'à terme les sciences humaines, telles que la sociologie, la criminologie, l'anthropologie, etc. (que nous avons associées à l'approche cartésienne), seraient remplacées par la sociobiologie. L'ouvrage se termine avec un chapitre portant exclusivement sur l'espèce humaine, chapitre comportant certaines erreurs de faits qui, malheureusement, discréditèrent le livre dans son entier aux yeux de plusieurs. De plus, à la suite de Wilson, certains sociobiologues à tous crins ont prétendu pouvoir expliquer le racisme, le sexism, parfois même le viol, à partir de considérations biologiques assez simplistes, ce qui a contribué à jeter un discrédit sur cette sociobiologie naissante.

Au milieu des années 1960, aux États-Unis, l'écologiste Robert MacArthur (1930-1972) prétend que pour comprendre des phénomènes écologiques, tels que la compétition, la niche écologique et les communautés, il est nécessaire de comprendre aussi quelque chose au comportement des animaux. Il propose alors une **approche hypothético-déductive** où, à partir de principes premiers, tels que l'optimisation qui découle de la sélection naturelle, il devient possible de prédire les caractéristiques des comportements. Cette approche fera rapidement des adeptes, autant aux États-Unis qu'à Oxford, dont l'écologiste animal John Krebs.

En 1978, John Krebs à Oxford et son collègue de Cambridge, Nick Davies, dirigent un ouvrage collectif [9] qui établira le contenu disciplinaire d'une écologie comportementale déjà florissante. Une grande partie de cette écologie comportementale provient en fait de l'usage des modèles d'optimisation de MacArthur appliqués à l'étude des comportements d'approvisionnement et de choix de l'habitat. La distinction entre la sociobiologie et l'écologie comportementale s'estompe de sorte que maintenant les deux se regroupent sous le vocable d'écologie comportementale.

Remarque

La critique de la sociobiologie persistera plus longtemps en France qu'ailleurs, ce qui ralentira considérablement l'implantation de l'écologie comportementale française. Mais dans la dernière décennie, la création de laboratoires, de groupes de recherche et la publication d'un ouvrage français d'écologie comportementale (Danchin *et al.*, 2005) [10] ont maintenant solidement ancré ce domaine de recherche dans l'Hexagone.

1.2 LES QUATRE QUESTIONS DE L'ÉTHOLOGIE

Pourquoi les oies blanches migrent-elles ? Pourquoi l'épinoche mâle s'occupe-t-il des œufs ? Pourquoi la gazelle ne fuit-elle pas à la vue de lionnes ? Pourquoi les écureuils cachent-ils les noix ? Avant même de pouvoir répondre à ces questions, il faut s'entendre sur l'interprétation à donner à ces différents « pourquoi » car en matière de comportement animal, comme Tinbergen nous l'a expliqué (§ 1.1.b), le même pourquoi peut avoir au moins quatre réponses différentes (tableau 1.1).

Tableau 1.1 – Quatre réponses à la question « Pourquoi l'oie blanche (*Chen caerulescens*) quitte-t-elle l'Arctique canadien chaque automne pour migrer vers le sud des États-Unis ? »

1	Parce que la longueur décroissante du jour déclenche une cascade hormonale qui entraîne une accumulation de graisses et une tendance à s'envoler vers le sud.
2	Parce qu'elle a appris la route migratoire en suivant ses parents.
3	Parce qu'elle fait partie de la famille des Anatidés (cygnes, oies et canards) dont la plupart des espèces sont migratoires.
4	Pour ne pas mourir de froid et de faim pendant l'hiver arctique.

Il est très étonnant qu'à une question scientifique, il puisse coexister ainsi au moins quatre réponses, toutes aussi vraies les unes que les autres. Tinbergen expliquera cela en s'inspirant du biologiste Julian Huxley (1887-1975) (petit-fils du pourfendeur de Darwin, Thomas Henry Huxley, et frère du romancier Aldous Huxley), qui déclarait qu'en science il existe trois types de problèmes qui sont proprement biologiques : les causes proximales, la valeur de survie et l'évolution, ce à quoi Tinbergen ajouta un quatrième, l'ontogenèse.

a) La cause proximale

Le premier type de questions se rapporte aux déclencheurs immédiats du comportement et aux mécanismes biologiques qu'ils sollicitent. Ces déclencheurs peuvent être externes ou internes à l'animal. Les stimuli externes se composent d'informations visuelles, tactiles, auditives ou olfactives perçues par les organes sensoriels et dont l'effet est de déclencher le comportement, par exemple le chant d'un rival qui stimule un résident à chanter, la phéromone sexuelle d'un papillon femelle qui attire un mâle vers elle ou la fréquence de l'appel d'un grillon.

L'état interne est composé des multiples stimuli qui proviennent de l'animal lui-même par son état hormonal, son état physiologique et son horloge interne. Par exemple, l'état hormonal d'un passereau mâle à la saison de reproduction crée un état interne qui conditionne la réponse qu'il manifestera à l'audition du chant de rivaux. En période de reproduction, il réagira sans doute agressivement à ces chants, alors qu'il n'émettra pas ou peu de réponses au moment où son état physiologique le prépare à la migration. Nous verrons plus en détail l'étude de la **cause proximale** au chapitre 2.

b) La cause ontogénétique

Le processus par lequel l'animal passe de l'embryon à l'état adulte résulte d'une interaction constante entre le milieu et les gènes. Cette interaction est le sujet de l'ontogenèse (on dit aussi le développement). Les questions au sujet de l'effet de l'environnement sur la forme que prendra le comportement feront partie de la cause ontogénétique. De la même manière, les études qui explorent comment les différences génétiques arrivent à être associées à des différences comportementales feront aussi partie de la **cause ontogénétique** abordée plus en détail au chapitre 3.

c) La cause phylogénétique

Il est facile de voir que les espèces que nous observons ne sont pas des réalisations entièrement indépendantes les unes des autres. Il suffit de constater que tous les mammifères ont des poils, tous les oiseaux des plumes et tous les reptiles des écailles pour comprendre qu'une grande part des caractéristiques d'une espèce lui sont léguées par ses ancêtres et ne sont donc pas apparues avec l'espèce en question. Ces legs phylogénétiques indiquent une certaine inertie dans l'évolution des caractères comportementaux qui ne peut être ignorée, ils sont une **cause phylogénétique**.

Exemple

Les premières études phylogénétiques ont porté sur l'évolution des postures de plusieurs espèces de goélands. Ces postures ont une très grande parenté entre elles et trois sont particulièrement répandues : le « détournement » (*facing away*), « la menace » et le « *choking* ».

A

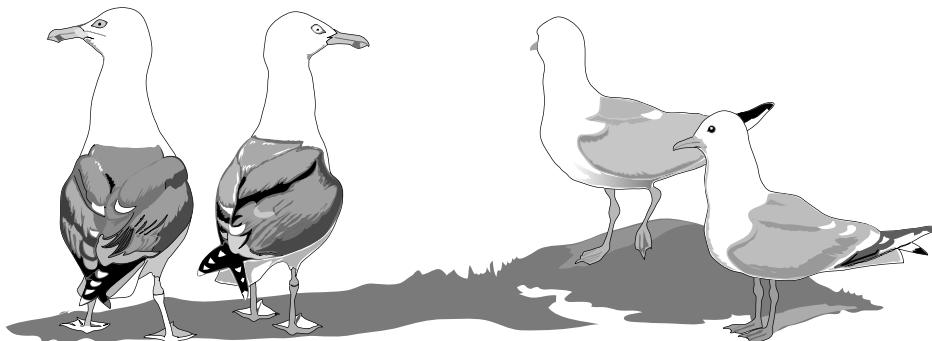


Figure 1.1 – Les comportements homologues.

Des **comportements homologues** chez quelques espèces de laridés :

A. Le « détournement » ou « *facing away* » qui vise à éviter l'agression chez le goéland brun (*Larus fuscus*) à gauche et le goéland cendré (*Larus canus*) à droite.

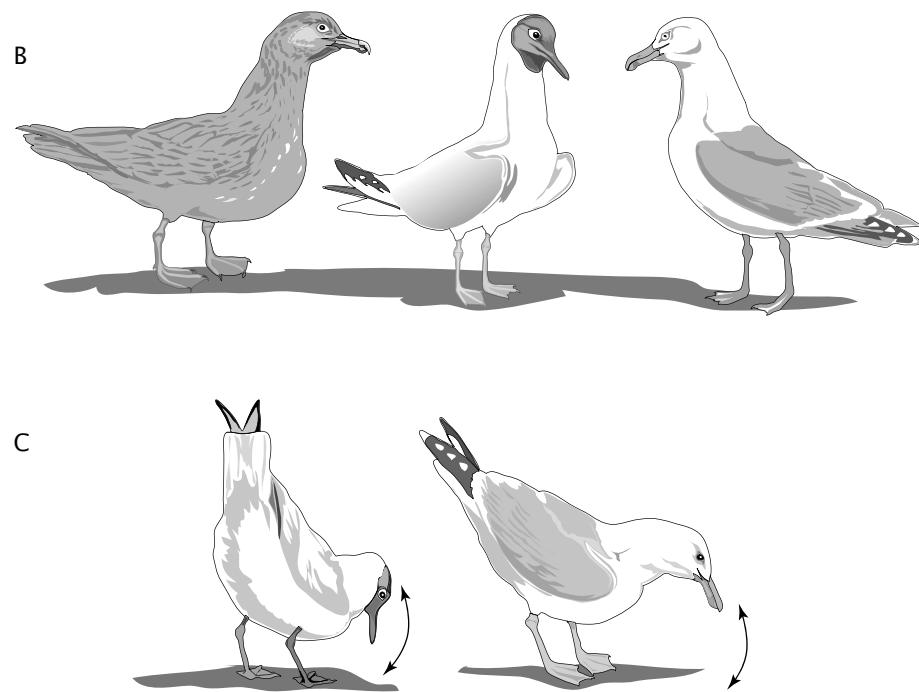


Figure 1.1 – Les comportements homologues. (suite)

B. Une menace, le cou étiré, le bec dirigé vers le bas et les ailes légèrement soulevées chez, de gauche à droite, le grand labé (*Catharacta skua*), la mouette rieuse (*Larus ridibundus*) et le goéland argenté (*Larus argentatus*).

C. Le « *choking* » chez la mouette rieuse (à gauche) et le goéland argenté (à droite). Illustrations modifiées de Tinbergen (1960) [11].

D'un point de vue évolutionniste, on dit de ces comportements qu'ils sont homologues, c'est-à-dire qu'ils ont été hérités d'un ancêtre commun plutôt que d'apparaître séparément au sein de chaque espèce. Malgré leur similarité apparente, il existe de petites différences d'une espèce à l'autre, qui peuvent servir à construire un arbre phylogénétique illustrant l'histoire évolutive probable de ces comportements. De cette façon, par exemple, Konrad Lorenz a pu construire une phylogénie comportementale de la parade nuptiale des Anatidés. De telles phylogénies sont aujourd'hui comparées à celles, plus rigoureuses, établies par les comparaisons moléculaires. Cette démarche permet alors de reconstruire de façon fiable l'évolution de certaines caractéristiques comportementales comme la monogamie.

d) La cause fonctionnelle liée à la valeur de survie

Un comportement a généralement plusieurs conséquences. Par exemple, la couvaison maintient la température des œufs, protège l'œuf contre l'attaque d'un prédateur et permet aussi à l'animal qui couve de se reposer. De toutes ces conséquences, on

donne le titre de « **fonction** » ou de **cause fonctionnelle** à celle en vertu de laquelle le comportement a été favorisé par la sélection naturelle à cause de sa valeur de survie. Nous verrons plus en détail au chapitre 5 que c'est George Williams (1966) [12] qui explique l'importance de distinguer conséquences et fonction. La fonction d'un caractère doit nécessairement se rapporter à ce qui en a permis l'évolution par sélection naturelle. Pour qu'une conséquence de comportement puisse être une cause fonctionnelle, il faut démontrer que ce comportement a évolué en relation avec son efficacité à accomplir cette fonction. Ce sont les questions de ce type qui ont donné naissance à l'écologie comportementale, laquelle formera l'essentiel des chapitres 6 à 10 du présent ouvrage.

e) De quatre à deux questions

Il est d'usage aujourd'hui de regrouper les quatre questions de Tinbergen en deux catégories : causales (questions 1 et 2) et fonctionnelles (questions 3 et 4) (voir tableau 1.2 page suivante). Pour certains, ces deux catégories peuvent se reconnaître par la forme que prennent les questions qui s'y rapportent. Par exemple, faire usage du « comment » indiquerait qu'on fait appel à des réponses de type causal alors que l'usage du « pourquoi » ferait appel à des explications fonctionnelles. Bien que cette dichotomie opère dans plusieurs cas, elle n'est pas infaillible et nous ne vous la recommandons pas pour distinguer de manière systématique un type de question d'un autre. Pour preuve, nous avons débuté le paragraphe 1.2 avec une série de « Pourquoi » dont certains se rapportent aux explications causales et d'autres à des explications fonctionnelles.



À vrai dire, bien qu'à première vue il puisse paraître facile de distinguer ces deux types de questions, en réalité, il n'est pas toujours aisés de le faire. C'est un exercice de réflexion auquel vous devrez vous astreindre afin d'éviter les deux pièges les plus communs dans l'interprétation des comportements animal et humain que nous aborderons à la section suivante.

1.3 À QUOI SERT DE DISTINGUER LES CAUSES ?

Dans un article de James Goodson et Yiwei Wang sur des neurones sensibles à l'hormone vasotocine dans les cerveaux d'oiseaux [13], on apprend que ces neurones réagissent différemment aux stimuli sociaux selon qu'ils sont situés dans un cerveau d'espèce sociale ou non. De plus, les cerveaux d'espèces sociales en possèdent plus et ils sont presque deux fois plus actifs au repos que ceux des espèces non sociales. James Goodson affirme même que cette différence neuronale explique enfin pourquoi certains oiseaux sont grégaires et d'autres pas.

Tableau 1.2 – Trois questions comportementales et quelques exemples de réponses hypothétiques.

Les réponses sont agencées selon les quatre questions de Tinbergen qui peuvent être regroupées en questions causales (gris pâle) et questions fonctionnelles (gris foncé).

Questions	Hypothèses causales proximales	Hypothèses ontogénétiques	Hypothèses phylogénétiques	Hypothèses fonctionnelles
Pourquoi le tamia rayé cache-t-il des noix dans son terrier ?	L'état interne du tamia à l'automne, en plus de l'odeur et de la vue de noix, déclenche ce comportement stéréotypé.	Les parfums de noix transmis au lait maternel permettent de reconnaître les noix et le comportement d'amassement est déclenché par l'évitement du nid maternel.	Tous les Sciuridés possèdent le comportement d'amasser les noix et de les cacher. Le tamia fait usage d'un type dérivé de cette forme ancestrale qu'il partage avec l'écureuil roux.	Ces réserves permettent d'éviter les périodes de torpeur pendant l'hibernation ce qui permet une reproduction printanière
Pourquoi le grillon chante-t-il ?	L'horloge interne indique le début du crépuscule.	La présence d'hormones mâles pendant une période sensible du développement mène à la mise en place de structures neuromusculaires nécessaires au chant.	Le chant est un comportement commun aux orthoptères et la forme de chant du grillon est une variante de ce caractère.	La fonction du chant est d'attirer les femelles en communiquant son emplacement, son espèce et ses caractéristiques phénotypiques.
Pourquoi les abeilles retirent-elles les larves mortes de la ruche ?	La détection olfactive d'une larve morte déclenche l'ouverture de la cellule et le transport de la larve vers l'extérieur.	L'ouvrière qui est homozygote récessive <i>uu</i> et <i>rr</i> produit des protéines qui, pendant l'ontogenèse, permettent la construction d'un système nerveux qui détecte l'odeur cadavérique et permet les actes moteurs de la décapsulation.	Ce caractère n'est partagé par aucune des espèces parentes de l'abeille, ce qui implique qu'il a évolué spécifiquement chez l'abeille mellifère. Les gestes moteurs utilisés auraient été modifiés à partir de comportements déjà existants mais servant une autre fonction.	Ce comportement sert à accroître l'hygiène au sein de la ruche en réduisant les risques de transmissions de maladies contagieuses.

Cette différence de neurones n'explique pas vraiment pourquoi certains oiseaux sont grégaires car elle ne dit pas pourquoi certaines espèces en possèdent plus que les autres. L'explication neuronale est donc incomplète et ne fait que reporter la question fonctionnelle du grégarisme sur la possession de neurones disposant au grégarisme. Nous n'aurons vraiment expliqué l'origine du grégarisme que lorsque nous expliquerons le processus qui a mené certaines espèces à avoir plusieurs de ces neurones et certaines autres à en contenir peu. Nous verrons au chapitre 10 les hypothèses fonctionnelles au sujet de la vie en groupe. Il existe des centaines d'exemples de ce genre de méprise de cause proximale pour une explication fonctionnelle.

L'erreur inverse est aussi très répandue, surtout chez les écologistes du comportement. Dans ce cas, on confond une explication fonctionnelle avec une explication causale. Les erreurs comme celle-là ont souvent de fâcheuses conséquences.

Par exemple, à la question « pourquoi les pigeons vivent-ils en groupe ? », un écologue du comportement pourrait répondre : pour détecter plus rapidement l'approche d'un prédateur. Cette formulation laisse entendre que la motivation du pigeon à vivre en groupe est d'éviter les prédateurs. Mais il serait faux de penser ainsi. Cette réponse représente en fait une version raccourcie d'une réponse plus exacte, mais considérablement plus lourde : parce que les pigeons, dont les ancêtres avaient des caractéristiques génétiques qui les poussaient à vivre en groupe, évitaient de ce fait plus efficacement les attaques de prédateurs et ont donc laissé plus de descendants (que la génétique prédisposait eux aussi à la vie grégaire) que ceux dont les ancêtres possédaient des gènes les disposant à vivre en solitaire. Cette réponse, bien qu'exacte, a le défaut d'être assez encombrante, de sorte que plusieurs préfèrent faire plus court et dire plus simplement « pour éviter les prédateurs », mais il faut savoir qu'il s'agit là d'un raccourci.

Il arrive parfois que certains textes en écologie comportementale mettent en garde le lecteur qu'ils utiliseront par convenance la version courte aux réponses fonctionnelles et que le lecteur doit comprendre qu'il n'est alors pas fait référence aux causes proximales du comportement. Mais les mises en garde ne sont pas toujours présentes et l'usage du raccourci est à ce point répandu que les étudiants en écologie comportementale en viennent à ne plus percevoir clairement la distinction entre la fonction et la cause.

Pour se convaincre de la dissociation des causes ultimes et proximales, il suffit souvent d'être témoin du comportement naturel d'un animal dans une situation artificielle. Par exemple, celui d'un écureuil gris qui, dans son milieu naturel, enterre une noix dans la litière de la forêt en utilisant une série de gestes stéréotypés et efficaces. Une fois le trou creusé, il y place la noix et la recouvre de litière avec ses pattes antérieures. Il termine le tout en tapotant comme pour niveler le sol, apparemment afin d'y effacer toute trace de sa précieuse cachette. En captivité, l'animal peut tenter de cacher une noix à même la surface bétonnée d'un enclos extérieur. Dans ce cas, il exécute exactement les mêmes gestes stéréotypés qu'il utiliserait en forêt : il creuse le béton avec ses pattes naturellement sans arriver à y faire la moindre dénivellation, il s'arrête néanmoins après un moment pour y déposer un gland. Le plus étonnant, c'est qu'il se met ensuite à replacer sur ce gland une litière invisible,

puis termine avec les mêmes petits tapotements de nivelage, avant de repartir chercher une autre noix, laissant derrière lui un gland entièrement exposé. À l'évidence, même si le comportement sert à cacher la noix, ce n'est pas cette fonction qui guide son comportement. La fonction du comportement n'exerce donc aucun contrôle sur sa cause proximale.

Points clefs

- Dans ce chapitre, vous avez appris que deux écoles guident l'étude du comportement animal : l'une cartésienne, l'autre darwinienne.
- Dans l'approche cartésienne, l'animal et l'humain sont qualitativement distincts tout en partageant une physiologie semblable. Cela permet de généraliser à l'humain l'étude chez les animaux de comportements simples, tels les réflexes, mais pas de comportements plus complexes.
- Dans l'approche darwinienne, animaux et humains sont qualitativement semblables et ne diffèrent qu'en termes de degré, ce qui n'exclut *a priori* aucun comportement humain de l'étude biologique du comportement.
- La psychologie comparée naît de l'approche darwinienne. Caractérisée à l'origine par l'abus d'anthropomorphismes et de rapports anecdotiques, elle suscite une vive réaction aux États-Unis où apparaît le mouvement behavioriste.
- Les behavioristes étudient le comportement de quelques espèces seulement d'animaux captifs, observés dans des conditions de laboratoire déterminées. Les behavioristes susciteront une réaction en Europe donnant lieu à l'éthologie : l'étude biologique du comportement.
- L'éthologie se porte surtout au début vers les comportements instinctifs, étudiés le plus souvent sur une grande variété d'espèces observées en liberté ou semi-liberté.
- Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen et Karl von Frisch partagent le prix Nobel de médecine de 1973, en tant que cofondateurs de l'éthologie.
- Tinbergen établit les quatre dimensions de l'éthologie : la cause proximale, l'ontogenèse, la phylogénie et la fonction adaptative.
- L'étude de la fonction adaptative du comportement donne naissance à l'écologie comportementale au milieu des années 1970, qui fait partie des multiples approches de l'éthologie contemporaine.
- Il n'est pas toujours aisé de distinguer les quatre questions fondamentales de l'éthologie. Il est néanmoins important de pouvoir le faire afin d'éviter d'opposer des hypothèses qui sont complémentaires plutôt que mutuellement exclusives.

Pour en savoir plus

CÉZILLY F., « *Histoire de l'écologie comportementale* », pp. 3-26, dans *Écologie comportementale : Cours et Questions de réflexion* (Danchin É., Giradeau L.-A et Cézilly F. dir.), Dunod, Paris, 2005.

RICHARD W. et BURKHARDT Jr, *Patterns of Behavior : Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology*, The University of Chicago Press, 2006

KRUUK H., *Niko's Nature. A life of Niko Tinbergen and his science of animal behaviour*, Oxford University Press, 2005.

Questions de révision

1.1 Vous lisez un commentaire dans une revue selon lequel les études sur les conditions de l'apparition de comportements altruistes chez les animaux ne peuvent éclairer la question de l'altruisme humain. Selon vous, dans quelle tradition d'étude comportementale s'insère ce commentaire ?

1.2 Faites un rapprochement entre le canon de Morgan et l'anthropomorphisme.

1.3 Énumérez les quatre questions de l'éthologie selon Tinbergen et donnez un exemple pour chacune.

1.4 Expliquez pourquoi il est nécessaire de bien distinguer le type de questions qui est étudié.

Réponses

1.1 Ce commentaire apparaît fondé sur l'*a priori* que les animaux et les humains sont distincts et donc incomparables. Dans ce cas, le commentaire s'insère dans une approche plutôt cartésienne au comportement animal en sous-entendant que l'altruisme chez l'humain appartient plus au domaine des sciences humaines que de la biologie.

1.2 Le canon de Morgan soutient qu'il faut éviter d'expliquer un comportement par un mécanisme mental complexe lorsqu'un plus simple fait aussi bien l'affaire. Or, l'anthropomorphisme est l'attribution d'émotions ou de processus mentaux humains à des objets et des animaux, ce qui souvent vient à violer le canon de Morgan.

1.3 Questions de cause proximale, d'ontogenèse, de phylogénie et de fonction adaptive. Un exemple d'une question de cause proximale : quels sont les stimuli nécessaires au déclenchement d'un bâillement ? Cause ontogénique : Est-il nécessaire à un oiseau d'apprendre à voler ? Cause phylogénétique : La préférence des femelles pour le glaive présent chez les mâles du porte-glaive est-il un trait ancestral partagé par

Chapitre 1 • Les grandes questions de l'éthologie

l'ensemble des espèces de ce groupe ? Cause adaptative : la longueur de la langue du bourdon a-t-elle évolué pour exploiter efficacement le nectar des fleurs ?

1.4 Il est important de bien distinguer entre les quatre types de questions car une hypothèse portant sur un type ne peut servir d'alternative à une hypothèse portant sur un autre. De plus, il faut savoir que la fonction d'un comportement ne peut être méprise pour sa cause proximale.

LES CAUSES PROXIMALES

PLAN	2.1 Les stimuli externes 2.2 Les causes proximales internes 2.3 La motivation : intégration des stimuli
OBJECTIFS	<ul style="list-style-type: none">► Découvrir la diversité des mondes sensoriels spécifiques à chaque espèce, leur <i>umwelt</i>, et comprendre comment les organes sensoriels manipulent l'information transmise aux centres nerveux décisionnels.► Savoir reconnaître les causes proximales internes et externes et apprendre comment la motivation étudie l'intégration de ces causes.► Comprendre le rôle des hormones et des horloges biologiques dans la régulation du comportement.

Les causes proximales se rapportent à la première des quatre questions de l'éthologie, celle qui porte sur les mécanismes du comportement (chapitre 1). Elles sont multiples. Il s'agit, d'une part, des mécanismes intégrateurs de l'information provenant du monde extérieur. Cette intégration est nécessaire et sous-jacente à toute production de comportements pertinents, au regard des conditions dans lesquelles l'animal se trouve placé à un moment donné. Ces mécanismes touchent aux modes d'acquisition d'information, ainsi qu'à la nature des organes sensoriels qui les transmettent aux centres décisionnels. Font aussi partie des causes proximales de nombreuses informations internes, l'état hormonal et les rythmes endogènes. Enfin, les causes proximales concernent le mécanisme qui permet l'intégration finale des informations externes et internes dans le but de fournir un comportement qui est non seulement cohérent avec le milieu externe, mais aussi avec l'état de l'animal. Ce chapitre a donc pour objectif de vous présenter un survol des grandes questions qui caractérisent l'étude des causes proximales du comportement (figure 2.1).

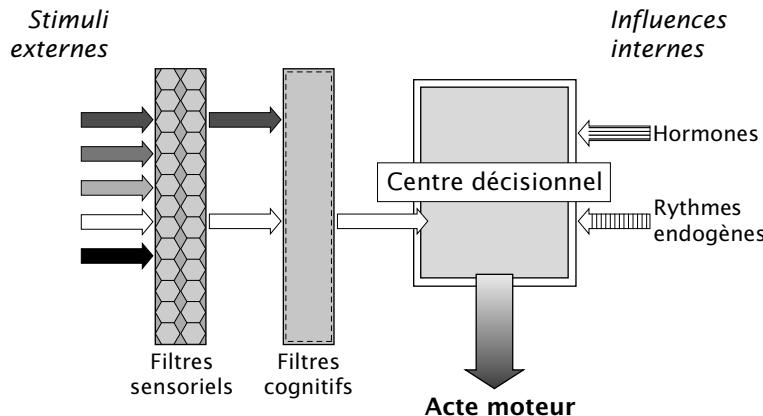


Figure 2.1 – Représentation schématique des processus impliqués dans les causes proximales du comportement.

Les stimuli externes sont soumis à deux niveaux de filtration sensorielle avant de se rendre aux centres décisionnels. La première filtration se rapporte aux sensibilités propres des récepteurs, chacun spécialisé dans une forme de transduction, et l'agencement des récepteurs dans les organes de réception. Le second niveau de filtration est cognitif, c'est-à-dire qu'il concerne les opérations faites sur l'information dans les centres nerveux supérieurs avant qu'elle n'arrive aux centres décisionnels. Deux influences internes, les hormones et les rythmes endogènes, modulent l'interprétation des stimuli externes avant que les centres décisionnels émettent l'acte moteur approprié aux circonstances.

2.1 LES STIMULI EXTERNES

Les stimuli externes sont trop nombreux dans l'environnement pour qu'un cerveau, aussi complexe soit-il, puisse tous les prendre en compte. Il est donc nécessaire qu'il n'ait à traiter en priorité que les stimuli les plus importants. Par exemple, si vous vous retrouvez à un concert en plein air, votre cerveau sera épargné d'avoir à traiter la plupart des stimuli présents car vous n'avez aucun récepteur naturel en mesure de détecter les micro-ondes émises par les portables, les ondes radio ambiantes ou même le champ magnétique terrestre. De plus, vos oreilles seront sourdes tant aux ultrasons des musiciens qu'aux infrasons du métro. Et même si vos oreilles entendent les bruits de pas, le son d'un avion qui passe dans le ciel et celui de votre propre respiration, vous n'y porterez pas attention ; une filtration cognitive de l'information empêchera ces signaux de se rendre à votre attention. Un processus de filtration empêche donc la majorité des stimuli de se rendre aux centres décisionnels. Ce processus de filtration agit à deux niveaux :

1. au niveau des récepteurs sensoriels, à travers leur sensibilité propre ;
2. au niveau du codage de l'information sensorielle dans les organes sensoriels, étape préliminaire à sa transmission aux centres décisionnels allant jusqu'au niveau cognitif par des processus cérébraux qui traitent l'information avant qu'elle n'atteigne les centres décisionnels.

a) L'agencement des modalités et des sensibilités : le *umwelt*

Les informations provenant de l'environnement peuvent appartenir à l'une des quatre modalités suivantes : chimioréception, mécanoréception, photoréception, thermoréception, à laquelle certains ajoutent une modalité plus générale, la nociception (encart 2.1).



ENCART 2.1 Les modalités sensorielles

Chimioréception

Réponse à des stimuli chimiques. Cette modalité inclut l'odorat et le goût.

Mécanoréception

Réponse à l'énergie cinétique contenue dans les vibrations, le toucher, le son et le mouvement de substances. Cette modalité peut inclure aussi la proprioception, qui sert à informer le cerveau de la position dans l'espace de ses membres en utilisant l'état des muscles et des tendons.

Photoréception

Réponse à l'énergie radiante, surtout dans les longueurs d'ondes visibles du spectre, mais incluant aussi l'ultraviolet.

Thermorégulation

Réponse à la chaleur de l'énergie radiante des longueurs d'ondes infrarouges.

Nociception

Détection de la douleur par des récepteurs non spécialisés qui peuvent répondre à des stimuli de plusieurs ordres, tels que mécaniques, électriques, thermiques...

Le cerveau, centre de contrôle du comportement, n'a aucun contact direct avec le monde extérieur. Pour obtenir de l'information sur l'état du monde, il doit pouvoir le sonder. Il y arrive en projetant des fibres nerveuses jusqu'à la surface du corps, fibres qui réagissent aux différentes formes d'énergie présentes dans l'environnement : les sens. L'information qui est pertinente au cerveau dépendra de la niche écologique de l'animal qui en est pourvu. Il va de soi que l'information qui importe au cerveau d'un petit poisson nocturne sera fort différente de celle qui l'est pour le cerveau d'un rapace diurne. Ces différences d'ordre écologique auront pour effet d'ajuster le type et la sensibilité des sondes du cerveau, c'est-à-dire celles des récepteurs spécialisés pour ne réagir qu'à un sous-ensemble particulier de stimuli.

Un récepteur sensoriel est avant tout un **neurone**.

Un neurone

Une cellule spécialisée qui a la particularité de pouvoir transmettre un signal électrique unidirectionnel, à partir de ses **dendrites** vers l'extrémité de son **axone**, où elle fait une **synapse** avec une autre cellule nerveuse.

Chapitre 2 • Les causes proximales

Tous les types de récepteurs fonctionnent à peu près de la même manière, c'est-à-dire qu'ils réagissent à une forme d'énergie en émettant un signal électrochimique. Ils traduisent d'une certaine façon plusieurs types d'énergie spécifique en message nerveux : c'est la **transduction sensorielle**.

La transduction sensorielle : la fonction d'un récepteur

Un récepteur répond à une stimulation provenant d'une forme énergétique et la traduit en impulsion nerveuse. Ce processus, appelé la transduction, est spécialisé. Ainsi, un récepteur photonique est capable de transformer l'énergie radiante des longueurs d'ondes visibles en impulsions nerveuses, mais ne peut le faire efficacement pour d'autres formes d'énergie, telles que l'énergie cinétique ou mécanique.

Chaque type de récepteur est particulièrement efficace pour la transduction d'une forme d'énergie et cette spécialisation est la toute première filtration des stimuli externes. Ainsi, un photorécepteur est efficace lorsqu'il s'agit de la transduction d'une stimulation photonique. Le photorécepteur pourra aussi traduire en impulsion nerveuse des stimulations mécaniques (par exemple, des couleurs apparaissent lorsque vous appliquez une pression sur vos yeux) mais son efficacité est maximale pour des stimulations lumineuses. De la même manière, un chimiорécepteur émettra des influx nerveux surtout au contact avec certaines molécules.

Chaque espèce animale se retrouve ainsi avec un assortiment d'organes sensoriels particulier et ces organes ne répondent individuellement qu'à un sous-ensemble de stimuli potentiels. Chaque espèce est en quelque sorte tributaire de la représentation du monde que son cerveau reconstruit à partir de l'agencement particulier d'informations nerveuses reçues des sondes spécialisées qu'il a émises. C'est précisément à cela qu'un des précurseurs de l'éthologie, le baron Jakob von Uexküll, faisait référence lorsqu'il décrivait que chaque animal vivait et communiquait dans son propre ***umwelt***, un monde distinct qui nous est difficilement accessible.

Un *umwelt*

L'umwelt se rapporte au monde sensoriel spécifique d'une espèce animale. Chaque espèce animale a son propre *umwelt*.

L'étude des causes proximales du comportement doit débuter avec une considération de l'*umwelt* distinct dans lequel sont captifs les individus de l'espèce d'intérêt.

b) Deuxième niveau de filtration : les détecteurs de patterns

Souvent, le stimulus qu'il faut arriver à reconnaître requiert la réaction concertée d'un grand nombre de récepteurs. C'est le cas particulier de la détection visuelle des proies et des prédateurs, un phénomène qui a été particulièrement bien étudié chez le crapaud.

L'inhibition latérale du crapaud

Cet animal doit pouvoir sans délai distinguer une proie d'un prédateur parmi la multitude de signaux visuels qui stimulent sa rétine. Le crapaud y arrive grâce à l'organisation des récepteurs de sa rétine en système d'**inhibition latérale** comprenant deux zones, l'une excitante et l'autre inhibitrice. La lumière qui touche la zone excitante active les récepteurs qui s'excitent entre eux afin d'amplifier le message. Par contre, la lumière qui stimule la zone inhibitrice excite des récepteurs qui inhibent la zone excitante et en atténuent le message. Avec un tel système, la moindre stimulation qui atteint seulement la zone excitante est grandement amplifiée. Cependant, à mesure que la taille de l'image projetée sur la rétine s'accroît, elle déborde sur la zone inhibitrice et le message est alors de plus en plus atténué, jusqu'à être totalement inhibé.

On peut générer ce type de filtration en aval des récepteurs, dans des centres du cerveau qui se spécialisent à traiter et manipuler l'information avant de la transmettre plus loin. Nous possédons ce genre de centre qui est responsable d'un grand nombre des illusions d'optique qui caractérisent notre vision et qui sont l'objet d'étude de la perception (figure 2.2).

Ces sections spécifiques du cerveau peuvent contenir quelquefois des neurones qui se spécialisent à détecter certains patterns d'influx nerveux provenant des organes sensoriels. Par exemple, le centre auditif du cerveau de la rainette du Pacifique (*Pseudacris regilla*) contient quatre types de neurones qui ne réagissent qu'à des trains d'impulsions du nerf auditif bien précis. Cela permet aux individus de distinguer l'appel agressif d'un mâle, émis pour attirer des femelles.

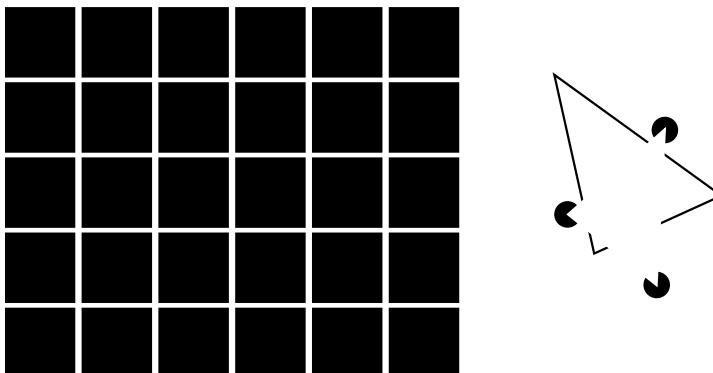


Figure 2.2 – Exemples d'illusions d'optique.

L'existence de mécanismes visuels particuliers, servant à amplifier certains aspects des images perçues par notre rétine, peut créer des illusions d'optique dont nous avons deux exemples sur cette figure. Si vous fixez l'image de gauche, vous verrez apparaître des points plus foncés aux intersections des lignes blanches. Ces points, qui n'existent pas, sont produits par des mécanismes servant à accentuer les bordures des objets. Si vous fixez l'image de droite, vous verrez apparaître un triangle blanc superposé au triangle noir. Ce triangle blanc, qui n'existe pas, est créé par des mécanismes perceptuels servant à accroître la visibilité des bordures, allant même, comme dans ce cas-ci, jusqu'à en créer.

c) Déclencheurs, stimuli généraux

L'organisation sensorielle et neuronale, dont nous parlions à la section précédente, nous indique que le système perceptuel de l'animal est construit de manière à lui permettre de détecter rapidement les éléments essentiels du monde qui l'entoure. Plusieurs expériences faisant usage de leurre ont démontré que la simple présence d'un **stimulus signal**, comme une couleur, une forme, une fréquence sonore ou une cadence, peut suffire à déclencher un comportement complet.

C'est avec l'usage de leurre, souvent réduits à leur plus simple expression, que l'ornithologue David Lack a montré, par exemple, que la présence d'une simple touffe de plume rouge suffit à déclencher l'agression territoriale d'un rouge-gorge mâle (*Erythacus rubecula*) (figure 2.3 A). Un autre exemple de comportement, dont les déclencheurs ont été étudiés à partir de la méthode des leurre, est celui de l'agression territoriale chez l'épinoche. Le premier livre d'éthologie, publié par Tinbergen en 1951, présente dès la première page, la photo d'une épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) mâle en position agressive, face à un miroir lui renvoyant sa propre image [1]. L'usage de leurre permit par la suite de démontrer que le stimulus signal qui déclenche l'agression territoriale d'une épinoche mâle est la présence d'un ventre rouge. Ainsi, un leurre dont la forme ne rappelle que vaguement celle d'une épinoche, mais pourvu d'un ventre peint en rouge et présenté en position verticale, tête pointée vers le bas (ce qui correspond au comportement de parade de l'épinoche), suffit à déclencher l'agressivité des mâles (figure 2.3 B). De la même manière, un leurre de forme ventrue et sans rouge à l'image d'une femelle en état de se reproduire suffit à déclencher la parade nuptiale du mâle.

Une étude expérimentale développée beaucoup plus récemment a permis d'établir, grâce à l'utilisation de modèles empaillés, quels sont les stimuli qui déclenchent le comportement de fuite des macaques à bonnet (*Macaca radiata*) à l'approche d'un prédateur, en l'occurrence un léopard. Les modèles utilisés avaient soit un pelage tacheté, caractéristiques des léopards, soit un pelage noir uniforme. De plus, les leurre étaient présentés aux macaques en position debout ou renversée. Les résultats de cette étude ont montré que la fréquence d'émission de cris d'alarmes est toujours plus élevée lorsque le modèle possède un pelage tacheté et ce, quelle que soit la position dans laquelle il est présenté. Cependant, un modèle tacheté en position debout déclenche le plus de comportements de fuite.

Un stimulus signal demeure efficace, quelles que soient son orientation ou sa taille, tant que sa configuration est respectée. Il s'agit là du **principe d'invariance**. C'est ce même principe qui nous permet de reconnaître n'importe quelle lettre de l'alphabet, et ce quelle que soit sa police de caractère ; par exemple, nous reconnaissions que les signes suivants *b*, **b**, *b*, **b**, *b* sont tous des « *b* ». D'après Konrad Lorenz, il existerait chez l'humain un stimulus dont la configuration, lorsqu'elle est respectée, déclencherait un état de sollicitude parentale. Sa configuration comporterait un visage au profil aplati dont le crâne est fortement arrondi et les yeux centrés. Tous les stimuli qui présenteraient cette configuration déclenchaient la sollicitude parentale. Il alla jusqu'à suggérer que la même configuration caractérisait la tête de plusieurs jeunes vertébrés de sorte, qu'à cause du principe d'invariance, la vue des jeunes d'autres espèces de vertébrés déclencherait aussi la sollicitude parentale chez nous (figure 2.4).

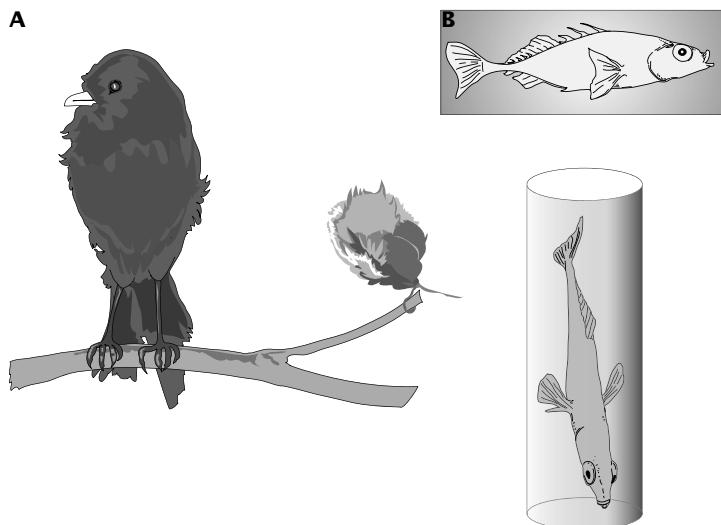


Figure 2.3 – Exemples de leurre déclencheur de l'aggression.

En **A** : deux leurre de rouges-gorges (*Erithacus rubecula*) mâles utilisés par David Lack lors d'expériences sur les déclencheurs de l'agressivité territoriale chez cette espèce. Le leurre de gauche correspond à un mâle entier, mais auquel on a retiré les plumes rouges de la poitrine, tandis que le leurre de droite représente une forme beaucoup plus rudimentaire mais qui porte une touffe de plumes rouges. C'est ce leurre rudimentaire qui déclenche le plus d'agressions lorsqu'il est placé dans le territoire d'un mâle. Modifié de Tinbergen (1951) [2].

En **B** : dessin d'une expérience au cours de laquelle Tinbergen présentait un mâle en position horizontale (en haut) ou en position verticale, la tête vers le bas (en bas). Ce n'est que lorsque le mâle est en position tête vers le bas qu'il déclenche les attaques les plus fortes. Modifié de Tinbergen (1951).

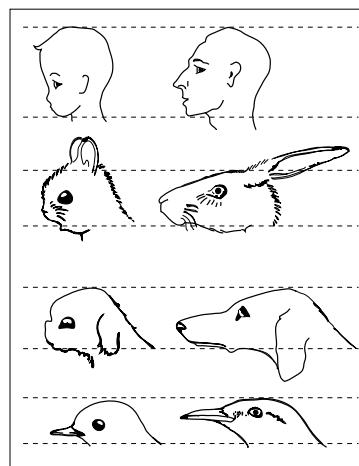


Figure 2.4 – Configuration de la sollicitude parentale

Dessins de Konrad Lorenz illustrant le stimulus déclencheur de sollicitude parentale dont la configuration nécessite une tête fortement arrondie, un profil aplati et des yeux centrés. La colonne de gauche illustre les juvéniles de quelques vertébrés, tandis que les adultes correspondants sont dans la colonne de droite. Modifié de Tinbergen (1951).

Un objet se compose souvent de plusieurs stimuli signaux et chacun peut s'additionner aux autres afin de générer une réponse plus forte ou une préférence plus marquée sous l'effet de la **loi de la sommation hétérogène**. Les études des éthologues Gerard Baerends et Jap Kruijt sur la reconnaissance de l'œuf par le goéland argenté (*Larus argentatus*) sont devenues une illustration classique de cette loi. Ils tireront profit du comportement de roulage de l'œuf qui est commun chez plusieurs oiseaux nichant au sol (figure 2.5A).

Roulage de l'œuf chez le goéland

Lorsqu'un de ces oiseaux trouve un œuf à l'orée de son nid, il se lève et étire le cou pour faire rouler l'œuf jusqu'à son nid (figure 2.5 A). Les chercheurs présentèrent aux goélands des leurres en bois, dont ils faisaient varier la taille, la forme, le patron de taches et la couleur. Les résultats qu'ils ont obtenus sont étonnantes (figure 2.5B). Le graphique représente la préférence d'un goéland à rouler un leurre d'œuf placé près de son nid. La préférence croît de gauche à droite. Ainsi, si on prend comme exemple le plus petit des cubes tachetés à la figure 2.5 B, il est préféré aux leurres qui sont à sa gauche sur ce graphique. C'est dire qu'il a été préféré au plus petit leurre à sa gauche qui a pourtant réellement la forme d'un œuf. Les lignes relient entre elles les leurres de même taille, de sorte qu'il devient possible de voir pour une taille donnée l'effet de la forme, du pattern de taches et de la couleur. Cela démontre que la taille de l'œuf est importante, comparativement à sa forme qui n'a que peu d'effet. D'autre part, la présence de taches rend l'œuf plus efficace à déclencher le comportement de roulage et son effet s'additionne à ceux de la taille et de la couleur. Ce qui est surprenant, cependant, c'est que les goélands manifestent une préférence démesurée à rouler des œufs verts alors que leurs œufs ne sont jamais de cette couleur. Il n'en demeure pas moins que l'ajout du vert constitue un stimulus très efficace qui déclenche l'effet déclencheur du comportement.

La découverte que les goélands ont une préférence apparemment inutile pour les œufs verts révèle que les systèmes sensoriels des animaux peuvent avoir des biais importants dans leur fonctionnement. Ainsi, une espèce d'oiseau parasite pourrait facilement exploiter cette préférence des goélands et venir pondre des œufs verts autour de leurs nids. Ces œufs seraient vraisemblablement immédiatement roulés par les goélands dans leur nid et peut-être élevés à la place de leurs propres jeunes ! Pour extravagant qu'il paraisse de prime abord, un tel scénario ne relève pas complètement de la science-fiction. Nous verrons d'ailleurs dans la suite de cet ouvrage plusieurs exemples d'exploitation d'un biais sensoriel (chapitres 8 et 9) et aurons l'occasion alors de revenir sur les conséquences évolutives de tels biais.

Poissons porte-épée

Les poissons porte-épée (*Xiphophorus helleri*) ont été étudiés par Alexandra Basolo et ses collègues de l'université du Nebraska aux États-Unis. Chez cette espèce, les mâles possèdent une nageoire caudale dont la partie ventrale se prolonge en épée. Cet ornement, qui est très important dans le choix d'un mâle par les femelles, possède trois bandes, deux de couleur noire et une de couleur orangée, qui pourraient, au même titre que la taille de l'épée, avoir un effet impor-

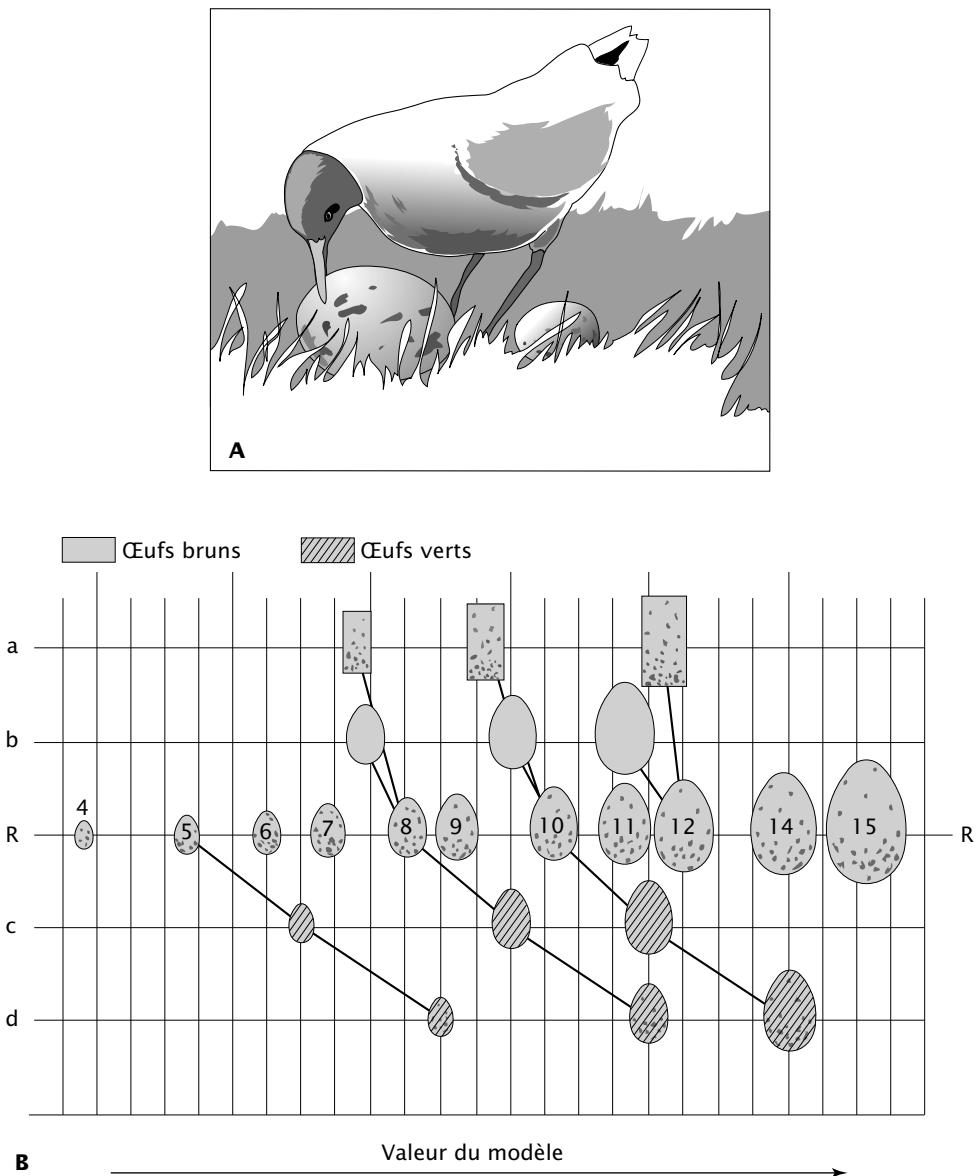


Figure 2.5 – Déclencheurs du roulage de l’œuf.

A : Illustration du comportement de roulage de l’œuf par une mouette rieuse. Dans ce cas la mouette semble préférer rouler unurre d’œuf qui est beaucoup plus volumineux que son propre œuf. Il s’agit d’un stimulus supra normal.

B : Graphique représentant les résultats de l’expérience de Baerends et Kruijt au sujet des préférences de roulage d’œufs du goéland argenté. Les œufs d’un même volume sont reliés par une ligne ce qui permet de voir l’effet du pattern et de la forme sur sa préférence qui est dénotée par sa position vis-à-vis de l’axe des x.

tant sur la préférence des femelles. Dans leurs études, les chercheurs ont donc présenté aux femelles des images vidéo de mâles, afin d'évaluer leurs préférences face à différentes modifications de leur aspect. Cette méthode constitue à la fois une version moderne de la méthode des leurres et fait l'économie des procédures chirurgicales nécessaires à l'ajout ou à la modification d'une épée. Le résultat de ces expériences (figure 2.6) nous permet de savoir que les quatre composantes de l'épée contribuent à son effet attractif. En effet, les femelles préfèrent les épées les plus longues mais les traits noirs contribuent aussi à les rendre plus attractives. Ainsi, les femelles préfèrent passer plus de temps près de mâles dont les épées sont munies de traits noirs et ce, même si elles sont plus courtes que des épées sans traits. De plus, les femelles préfèrent les traits qui sont sur la partie distale de l'épée.

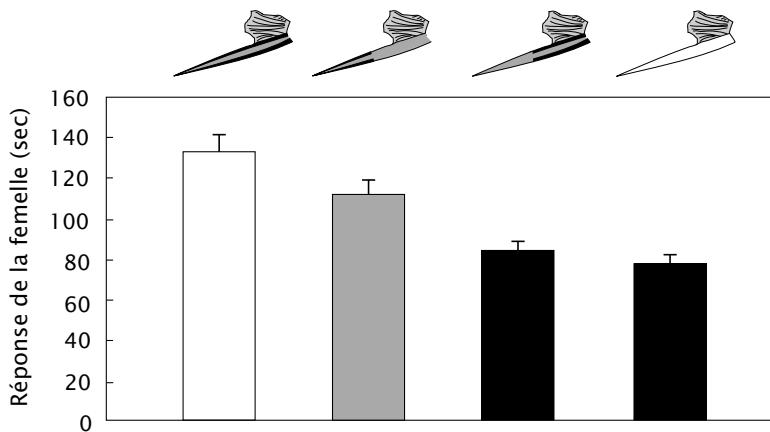


Figure 2.6 – Critères de choix des femelles porte-épée : un autre exemple de sommation hétérogène.

Temps passé par les femelles (*Xiphophorus helleri*) avec des images vidéos de chaque type de mâles dont l'épée de la nageoire caudale a été trafiquée. Modifié d'après Trainor et Basolo (2006) [6].

Cet effet de sommation hétérogène peut donner lieu à un phénomène assez étrange que Tinbergen lui-même appela un **stimulus supranormal**. En effet, en ajoutant ou modifiant les stimuli signes d'un objet, on peut arriver à créer par sommation hétérogène un objet anormal, mais dont l'efficacité à déclencher une réponse est supranormale. Ces réponses démesurées à un stimulus supranormal risquent d'être exploitées habilement dans un contexte de sélection sexuelle et contribuent peut-être à l'évolution de caractères sexuels secondaires que nous aborderons au chapitre 8. Ainsi des œufs démesurément gros, ou l'exagération de la configuration du stimulus déclencheur de sollicitude parentale sont des exemples de stimuli supranormaux, qui déclenchent chez les animaux des réactions et des préférences très fortes. Pensez-vous que nous, humains, pouvons être victimes de ce genre de stimuli ?

2.2 LES CAUSES PROXIMALES INTERNES

Il n'est pas toujours approprié de réagir à des stimuli déclencheurs. Par exemple, un animal qui est repu doit cesser de manger malgré la présence persistante des stimuli déclencheurs de la nourriture. Un mâle a peu d'avantages à courtiser une femelle hors de la saison de reproduction ou à prodiguer des soins envers les petits de son voisin. Afin de s'assurer que le comportement demeure pertinent, il faut donc que les systèmes décisionnels tiennent compte aussi de l'état interne de l'animal. Par conséquent, le comportement ne se limite pas simplement à une série de réponses à des stimuli externes. Quiconque aura souffert de décalage horaire sera à même de confirmer qu'il ne suffit pas de se retrouver en pleine nuit pour avoir sommeil, ni même d'être au restaurant pour avoir faim.

a) Les horloges biologiques

Plusieurs comportements sont périodiques et récurrents (tableau 2.1). Cette périodicité peut *a priori* résulter de l'alternance régulière des stimuli externes ou bien provenir d'un rythme endogène maintenu par une horloge biologique. Ce type de question est abordé par la **chronobiologie**, domaine qui nous intéresse dans la mesure où il peut expliquer certaines modifications chronologiques des stimuli internes affectant la capacité des stimuli signaux à provoquer une réponse.

Tableau 2.1 – Types de périodicité et exemples de comportements périodiques.

Rythme circannuel	Période d'environ 365 jours : migration, reproduction, hibernation.
Rythme circalunaire	Période d'environ 30 jours : fraie de poissons de récifs de coraux.
Rythme circadien	Période d'environ 24 heures : activité-repos.
Rythme ultradien	Période < 24 heures : repas, réponse aux marées quotidiennes.

Il est évident qu'il doit bien y avoir un quelconque rythme endogène lorsque les animaux semblent tout à fait capables de maintenir une alternance périodique, et ce en l'absence évidente de tout signe extérieur susceptible de les informer du passage du temps. C'est le cas notamment du tamia rayé (*Tamias striatus*). Ce petit rongeur diurne et terrestre d'Amérique du Nord émerge de son terrier chaque printemps alors qu'il a passé l'hiver dans l'obscurité totale, à une température constante, un mètre sous le sol recouvert d'une épaisse couche de neige. Bien qu'il n'ait, à l'intérieur de son terrier, accès à aucun des signes extérieurs susceptibles de l'informer que le printemps est arrivé, il émerge pourtant au bon moment.

Pour établir expérimentalement qu'un comportement est sous l'emprise d'un rythme endogène, il faut d'abord isoler l'animal de tout signe extérieur du passage du temps (comme le tamia au fond de son terrier) et observer s'il est capable de maintenir la même alternance régulière de son comportement. Par exemple, une souris de laboratoire placée dans une cage munie d'une roue d'activité et maintenue

dans un régime lumineux équatorial (12 h de jour et 12 h de nuit) fait usage de sa roue d'activité la nuit plutôt que le jour. Voilà qui n'est pas très étonnant de la part de cet animal nocturne. Si, maintenant, on isole la souris de toute information externe sur le passage du temps, en la plaçant par exemple dans l'obscurité totale et le silence le plus complet, continuera-t-elle à maintenir une alternance régulière activité-repos ? Si oui, alors elle doit nécessairement avoir un rythme endogène maintenu par une sorte d'horloge biologique.

Nous savons que l'horloge interne a une périodicité de moins de 24 heures. Le fait que l'activité et le repos demeurent synchronisés avec le temps objectif, dans un régime d'alternance de jour et de nuit, indique que l'animal doit pouvoir remettre chaque jour l'heure de son horloge interne à l'heure externe. Cette capacité n'est pas surprenante compte tenu que les animaux, à moins d'habiter précisément sur l'équateur, ont à faire face à des jours qui se rallongent et se raccourcissent au cours de l'année. Ils doivent donc pouvoir demeurer synchronisés au jour objectif de l'hémisphère où ils vivent. Ils y arrivent en faisant usage d'indices, des *zeitgeber* (de l'allemand « donneur de temps »), qui leur servent à marquer le temps objectif. Dans le cas de la souris, nous savons que le *zeitgeber* est la lumière elle-même. En effet, la présentation d'une stimulation lumineuse, même très brève, suffit à synchroniser l'horloge interne de la souris au jour objectif.

L'horloge interne existe donc et son siège, du moins chez les Vertébrés, est située dans le chiasme optique, une structure cervicale intimement liée au circuit visuel. Cette horloge semble fonctionner en mesurant la quantité d'une protéine synthétisée à partir d'un gène particulier. En plus de l'horloge du chiasme optique, la plupart des organes importants, tels que le foie, les reins ou les intestins, possèdent aussi leur propre horloge subordonnée à celle du chiasme optique. Ces rythmes circadiens aident les animaux à être prêts pour affronter les circonstances qui se présentent à eux. Dans certains cas, l'horloge servira à l'orientation, aidant alors l'animal à tenir compte du passage du temps afin de pouvoir faire usage du soleil comme repère. Dans d'autres cas, cette horloge, en contrôlant plusieurs aspects de la physiologie, peut créer des moments de grand éveil ou des moments propices au sommeil. Ainsi, les personnes qui travaillent la nuit, même si elles y sont habituées, connaissent souvent des difficultés à se concentrer à des moments précis de leur quart de travail ; ils correspondent aux moments où l'horloge interne indique habituellement l'heure de sommeil profond.

b) Les hormones

Les **hormones**, molécules sécrétées par des glandes endocrines et libérées dans le système circulatoire, contribuent très fortement à la régulation physiologique de l'animal. Les hormones les plus étudiées pour leurs effets sur le comportement proviennent de trois glandes : la pituitaire, les surrénales et les gonades. Ces hormones, pas plus que les rythmes endogènes, ne peuvent à elles seules déclencher un comportement. Elles affectent néanmoins le comportement de manière indirecte, soit en permettant le développement de certaines structures anatomiques, soit en modifiant la sensibilité de certains organes, soit encore en agissant

directement sur le cerveau. Nous nous attarderons dans le présent chapitre aux effets des hormones sexuelles sécrétées par les gonades et qui affectent principalement les comportements reproducteurs d'individus adultes. Comme les hormones ont aussi un effet très important pendant l'ontogenèse, nous reviendrons sur ce sujet au chapitre 3.

L'étude des hormones sexuelles sur le terrain

Habituellement, l'étude de l'effet des hormones sur le comportement reproducteur consiste à pratiquer une gonadectomie sur de jeunes sujets, puis à observer la conséquence de l'injection de doses contrôlées d'hormones synthétiques. Une approche intéressante qui n'implique pas une gonadectomie a été utilisée par Ellen Ketterson et Val Nolan, professeurs de l'université de l'Indiana. Leurs études ont consisté à ajouter de légères doses d'hormones à de petits passereaux socialement monogames, les juncos ardoisés (*Junco hyemalis*), et à observer les conséquences de cette manipulation phénotypique en milieu naturel. Sur leur site d'étude, dans l'État de Virginie, ces deux chercheurs ont capturé chaque année un grand nombre d'individus. Certains mâles étaient alors munis d'un implant sous-cutané qui relâchait graduellement de la testostérone, alors que ceux du groupe témoin recevaient un implant vide. Avec cette technique, ils ont démontré que l'accroissement des niveaux de cette hormone sexuelle chez un mâle peut à lui seul accentuer son chant, accroître la taille de son domaine vital, le rendre plus attrayant pour les femelles et réduire son investissement parental. Ces mêmes mâles obtiennent plus de copulations hors couples mais, en revanche, ils courrent un plus grand risque que leur partenaire social s'accouple aussi avec d'autres mâles.

Bien qu'il soit évident que les hormones affectent le comportement d'un individu, il est aussi important de savoir que le comportement lui-même peut en retour avoir un effet sur la sécrétion d'hormones. Ainsi, le taux plasmatique d'androgènes augmente chez les mâles de la grenouille léopard australie (*Rana sphenocephala*) suite à une exposition pendant douze nuits consécutives à l'audition d'enregistrements d'un chœur de mâles, chantant l'appel sexuel normal de l'espèce. Cet effet, néanmoins, n'est pas détecté au sein d'un groupe témoin exposé pendant la même durée au même chœur mais dont le spectre sonore a été élevé de 500 Hz. De même, chez plusieurs espèces d'oiseaux, il est nécessaire que les individus entendent le chant d'un partenaire sexuel, d'un individu du même sexe ou même des deux, pour que la cascade hormonale menant à la reproduction puisse se dérouler normalement. Enfin, chez plusieurs espèces de primates formant des groupes hiérarchiques, le niveau de développement des caractères sexuels secondaires des mâles dépend de leur rang de dominance. Cela est dû au fait que le développement des caractères sexuels des mâles est déclenché lorsqu'ils prennent la dominance d'un groupe, en raison d'une élévation de leur niveau de testostérone.

2.3 LA MOTIVATION : INTÉGRATION DES STIMULI

Quelle que soit la question à laquelle on s'intéresse, une étude en comportement animal requiert le plus souvent au préalable une bonne connaissance du répertoire comportemental de l'espèce qui nous intéresse. La construction d'un tel répertoire détaillé constitue un **éthogramme**, requérant souvent de longues heures passées à observer et décrire le comportement d'une espèce. Le **schème moteur d'action fixe**, c'est-à-dire un acte moteur reconnaissable du fait que chaque exécution demeure plus ou moins inchangée, en forme l'élément constitutif.

Les comportements d'un éthogramme peuvent être organisés en répertoires fonctionnels, par exemple l'ensemble des comportements associés à l'alimentation, à la reproduction ou à l'agression. Ainsi regroupés, l'ensemble des comportements d'un même répertoire partagent l'objectif d'amener l'animal vers le même geste ultime : l'**acte consommatoire**, qui mettra un terme à la pulsion qui motivait les comportements de ce répertoire. Cette organisation par répertoire fonctionnel reflétait à l'origine l'organisation neuronale hypothétique des comportements en systèmes, chacun supposé avoir son propre acte consommatoire final, voire son propre centre dans le système nerveux central.

Les systèmes comportementaux coordonnent l'exécution ordonnée des comportements menant à l'acte consommatoire. Cette coordination doit se faire à deux niveaux. À l'intérieur d'un système donné, il est important que les comportements forment une suite cohérente de gestes. L'animal doit pouvoir chercher sa nourriture, la poursuivre, la capturer, puis enfin la consommer. Au second niveau il est important que les centres décisionnels puissent permettre à chaque système de s'exprimer jusqu'à l'acte consommatoire. Par exemple, il ne faut pas qu'une parade nuptiale soit constamment interrompue par un autre système. Il faut aussi organiser ces systèmes de manière hiérarchique afin que l'expression d'un système important, par exemple fuir lorsqu'un prédateur est détecté, puisse interrompre l'exécution de systèmes soudainement moins prioritaires comme le toilettage. Tinbergen parlait alors du grand parlement des instincts, une structure hiérarchique au sein de laquelle chaque répertoire fonctionnel ou **instinct** était représenté et entrait en compétition avec tous les autres pour pouvoir s'exprimer. On ne parle plus aujourd'hui en termes d'instincts ou de parlements des instincts, mais les problèmes que posent l'organisation des systèmes comportementaux et leur coordination demeurent entiers. Le domaine qui explore cette coordination est celui de l'étude de la **motivation**, un domaine où la physiologie et les neurosciences occupent un rôle de plus en plus prépondérant.

Pour certains, il est devenu évident que l'étude des niveaux internes de motivation d'un animal est d'une telle complexité qu'ils nécessitent une approche physiologique plus invasive et techniquement plus avancée. La faim, par exemple, dépend du niveau de glucose et d'acides gras dans le sang, détectés dans certains cas dans des centres cérébraux, tels que l'hypothalamus, et intégrés à des stimulations gastriques et à l'expérience de l'individu. La motivation à boire sera une interaction physiologique complexe entre des récepteurs de volume vasculaire et extra-vasculaire et la présence d'angiotensine. Ces systèmes relativement simples laissent présager la

complexité de ceux derrière l'agression, le sexe et le sommeil. Ainsi, l'étude de la motivation entre maintenant de plain-pied dans les domaines de la physiologie et des neurosciences. Les recherches en motivation nécessitent donc des équipements sophistiqués et coûteux et il n'est pas surprenant de constater que les travaux les plus intéressants se pratiquent quelquefois avec des sujets humains aux prises avec des problèmes d'obésité, d'alcoolisme et de dépendance aux drogues fortes.

Points clefs

- L'étude des causes proximales du comportement explore les structures qui détectent et transmettent l'information en provenance de l'extérieur, les modulateurs internes, tels les hormones et les rythmes endogènes, et les mécanismes intégrateurs qui permettent l'émission d'un acte moteur pertinent à la situation et l'état de l'animal.
- Les informations externes passent par au moins deux niveaux de filtration avant d'atteindre les centres décisionnels, la filtration liée à la spécialisation des récepteurs à détecter certaines formes d'énergie, et la filtration liée à l'organisation des organes sensoriels qui accentuent certains aspects des stimulations ambiantes, et la filtration cognitive ou perceptuelle.
- Chaque espèce possède une sensibilité qui lui est propre et qui la place dans un *umwelt* distinct.
- Les informations externes devront être intégrées à l'état physiologique de l'animal et le système responsable de cette intégration est le système motivationnel.
- Les questions liées à la motivation demeurent pertinentes : comment le système nerveux de l'animal réussit-il à produire des suites cohérentes de comportements sans trop d'empêtement d'un système sur l'autre ? Ces questions font de plus en plus appel au domaine des neurosciences.

Pour en savoir plus

Ceux qui désirent approfondir leurs connaissances au sujet des causes proximales peuvent consulter le chapitre 2 dans :

CAMPAN R. et SCAPINI F., 2002, *Éthologie. Approche systémique du comportement*.

Questions de révision

- 2.1 Expliquez ce que l'on entend par *umwelt*.
- 2.2 Qu'est-ce que la sommation hétérogène et quel rapport a-t-elle avec le stimulus supranormal ?
- 2.3 Expliquez ce que l'on entend par la transduction.
- 2.4 Nommez les grandes périodes des rythmes endogènes.
- 2.5 Expliquez comment les horloges endogènes demeurent synchrones avec le temps objectif.

Réponses

- 2.1 On entend par *umwelt* les particularités du monde sensoriel d'une espèce donnée. Ainsi l'humain vit dans un *umwelt* visuel qui tient compte des longueurs d'ondes visibles, alors que le *umwelt* de plusieurs oiseaux leur permet de tenir compte des ondes ultraviolettes. Chaque animal vit dans un *umwelt* distinct qu'il est avantageux de connaître avant de pouvoir étudier et comprendre son comportement.
- 2.2 La sommation hétérogène est un phénomène par lequel différentes caractéristiques d'un stimulus s'additionnent pour lui conférer une force accrue de déclencheur de comportement, par exemple la forme, la taille, le pattern de taches et la couleur d'un objet dans un cas de reconnaissance d'un œuf qui sera roulé au nid par un goéland. Un stimulus supranormal peut être le produit de la sommation hétérogène, dans la mesure où un stimulus anormalement efficace à déclencher un comportement peut être constitué par la somme d'éléments déclencheurs qui ne sont pas normalement réunis dans le même objet, ou dont l'intensité des déclencheurs est anormalement élevée.
- 2.3 La transduction est le terme qui décrit comment un récepteur donné transforme une énergie spécifique (chimique, mécanique, photonique) en impulsions nerveuses.
- 2.4 Il s'agit des périodes circannuelles (365 jours), circalunaires (30 jours), circadiennes (24 heures) et ultradiennes (moins de 24 heures).
- 2.5 Les horloges endogènes peuvent ne pas avoir une période qui correspond exactement avec la période du temps objectif. Dans ce cas, en absence d'indications du temps objectif, elles pourront graduellement se désynchroniser avec le temps objectif. Il existe alors des indices bien précis que les horloges internes utilisent pour se synchroniser avec le temps extérieur. On appelle ces indices des *zeitgeber* (donneurs de temps). Dans le cas des rythmes circadiens, le *zeitgeber* le plus commun est un stimulus lumineux, qui, même bref, remet chaque jour le compteur de l'horloge interne à zéro.

L'ONTOGENÈSE

PLAN

- 3.1 Les difficultés du débat inné-acquis
- 3.2 Ontogénèse des comportements sexuels
- 3.3 Ontogénèse des comportements sociaux
- 3.4 Ontogénèse du chant d'oiseau

OBJECTIFS

- Apprendre les éléments du débat inné-acquis tout en évitant ses pièges.
- Découvrir la nature dynamique du processus de construction d'un phénotype par l'interaction incessante du milieu et des gènes.
- Savoir que les hormones peuvent avoir des effets organisateurs et déclencheurs.
- Découvrir l'empreinte, la manière de l'étudier et distinguer l'empreinte filiale et sexuelle.
- Découvrir comment certaines espèces d'oiseaux apprennent le chant et reconnaître les phases de cet apprentissage.

Le poussin apprend-il à reconnaître sa mère ou arrive-t-il à le faire spontanément ? Apprend-il à reconnaître ses éventuels partenaires sexuels ou cette information est-elle innée ? Quelle part des comportements sexuels est déterminée par les gènes et par le milieu ? Quels événements sont nécessaires pour qu'une souris se comporte en femelle, copule, construise un nid et élève ses petits ? Les interrogations de cet ordre appartiennent à la troisième question de l'éthologie : l'ontogenèse (chapitre 1). Nous abordons ici le premier de deux chapitres qui portent sur la façon dont la génétique et le milieu s'influencent pour produire un individu capable de répondre de manière appropriée aux conditions de l'environnement : c'est-à-dire comment un **génotype** arrive à produire un **phénotype**.

3.1 LES DIFFICULTÉS DU DÉBAT INNÉ-ACQUIS

Il est impossible d'aborder l'ontogenèse sans soulever en même temps le débat entre l'inné et l'acquis. Ce débat n'est pas nouveau : le philosophe Jean-Jacques Rousseau (1712-1778) lui-même y participait lorsqu'il avançait que l'homme naît bon mais que la société le corrompt. Il réapparaît de nos jours sous d'autres formes, par exemple

le questionnement sur les différences comportementales entre les jeunes garçons et les jeunes filles. Ces différences sont, pour les uns, biologiques, génétiques et irrévocables et, pour d'autres, simplement le fruit de notre façon culturellement biaisée d'élever les enfants. Avant d'aller plus loin, il nous faut donc aborder ce débat. Cette opposition inné-acquis est entachée de deux difficultés qu'il sera utile d'apprendre à reconnaître. D'abord, les multiples sens accordés à la notion d'inné, puis une conception dépassée du rôle des gènes dans la construction des phénotypes.

a) Les multiples définitions de l'inné ?

Il faut savoir qu'on attribue plusieurs sens au mot « inné ». Patrick Bateson, professeur à Cambridge, n'en recense pas moins de sept, mais il y en a sûrement plus encore :

1. Présent à la naissance
2. Non appris
3. Adapté au cours de l'évolution
4. Qui ne se modifie pas au cours de l'ontogenèse
5. Partagé par tous les membres de l'espèce
6. Présent avant d'avoir son utilité
7. Différence attribuable aux gènes

Aucune de ces définitions n'est sans problème. La première, par exemple, fait fi de toutes les interactions gènes-milieu pendant l'embryogenèse. La seconde est une définition par la négative de sorte que l'inné pourrait alors être constitué d'un ensemble hétéroclite de phénomènes de nature différente qui ont en commun de ne pas avoir été appris. De toutes ces définitions, c'est sans doute la septième et qui est le plus communément utilisée en comportement animal. Elle n'est pas particulièrement commode car elle nécessite l'élimination de l'effet du milieu comme explication des différences. Cela exige une expérience contrôlée dans laquelle on élève des individus génétiquement différents dans des milieux identiques. Néanmoins, c'est l'approche que favorisent les généticiens des populations qui peuvent ainsi départager avec l'aide de méthodes statistiques les différences en composantes génétique, l'**héritabilité**, et environnementale (encart 4.1).

b) Le rôle des gènes dans la fabrication d'un être vivant

Le philosophe grec Aristote (384-322 av. J.-C.) oppose déjà les deux grandes conceptions de l'ontogenèse, le **préformationnisme** et l'**épigénétisme**. Pour le préformationnisme, toutes les caractéristiques d'un individu se retrouvent déjà représentées sous forme miniaturisée dans l'embryon. C'est-à-dire que l'ontogenèse ne crée rien, il ne s'agit que de croissance et de maturation. À l'appui de cette thèse, certains chercheurs, dès l'invention du microscope, prétendirent reconnaître dans les spermatozoïdes humains des homoncules, de petits hommes entièrement formés mais miniaturisés (figure 3.1 A).

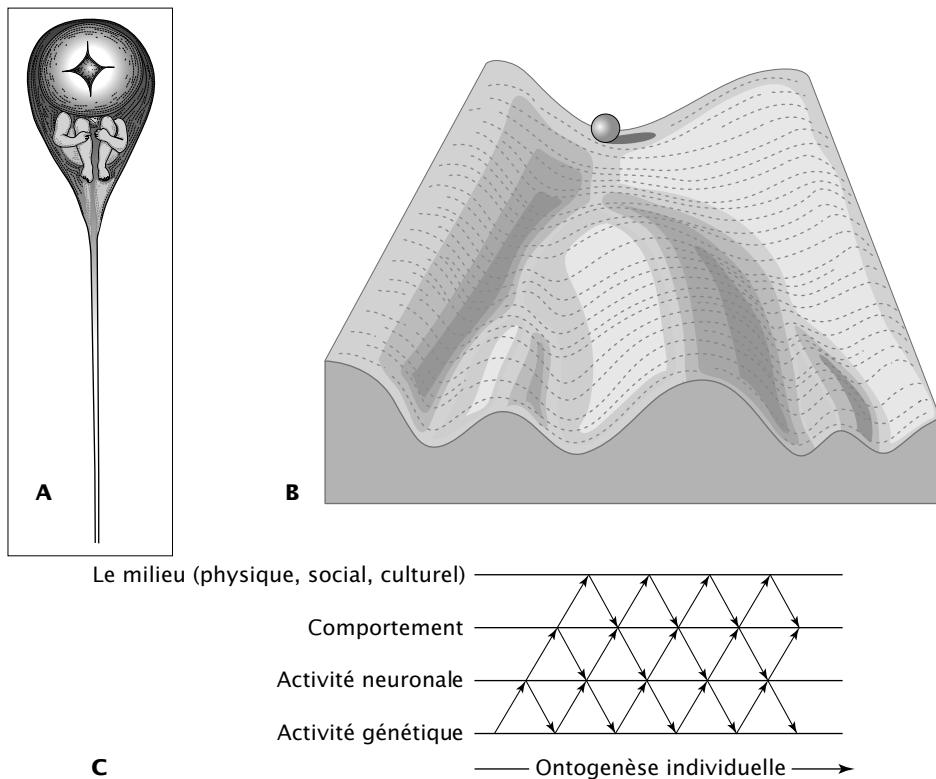


Figure 3.1 – L'évolution de l'idée de l'ontogenèse.

En **A** : les préformationnistes prétendent que l'ontogenèse n'est que croissance et maturation. Ils imaginent même la présence d'homoculuses, petits êtres miniaturisés et complets qui se retrouvent dans la tête de chacun des spermatozoïdes humains. En **B** : représentation d'un relief épigénétique de Waddington où les vallées et les cols sont produits par une interaction entre les gènes et le milieu et la trajectoire de la bille, celle de l'ontogenèse d'un individu en particulier.

En **C** : une vision plus récente du processus d'ontogenèse, dite de l'ontogenèse probabiliste, inspirée de Gottlieb où l'ontogenèse est le résultat d'influences bidirectionnelles entre le milieu, l'activité neuronale et l'activité des gènes.

Cette version de l'ontogenèse est remplacée par une version plus dynamique : l'épigénétisme, où le phénotype d'un individu se crée *de novo* sous l'influence du milieu à partir des constructions précédentes. Cette approche suppose que les caractères ne sont pas préexistants mais qu'ils se construisent d'un stade à l'autre avec chacune des étapes précédentes nécessaires à l'avènement des stades ultérieurs, un peu à l'image d'une quête dans un jeu de stratégie où la progression à un niveau supérieur n'est possible qu'avec l'accumulation d'éléments clés aux paliers précédents. La version la plus souvent représentée de cette approche nous vient de l'embryologiste et biologiste de Cambridge, Conrad Hal Waddington (1905-1975). Waddington insiste sur l'importance des interactions entre les gènes eux-mêmes qui modifient leur activité au cours du temps. Sa théorie épigénétique fait usage de cybernétique pour décrire

comment une structure déjà échafaudée exerce une influence sur la construction à venir. Cette forme d'ontogenèse est souvent représentée graphiquement (figure 3.1 B). Cette conception est moins statique que celle des préformationnistes car elle permet au milieu d'influencer la trajectoire ontogénique. Mais même cette ouverture à l'interaction ne rend pas encore tout à fait justice au dynamisme réel de l'ontogenèse.

c) Un génome n'est pas un plan

L'image traditionnelle veut que les gènes servent de plan pour construire un individu et rien de plus. Cette métaphore est inexacte. Le plan architectural d'une demeure est univalent : il ne peut que donner lieu à une seule demeure. De plus, une fois la demeure construite, son plan ne servira plus à grand-chose. Le **génome** d'un individu est tout autre. D'abord, il est polyvalent, c'est-à-dire qu'il a le potentiel de générer plusieurs types de maisons selon la progression de la construction et les événements rencontrés à différentes étapes de sa construction via l'épigénétisme (voir encart). De plus, contrairement à un plan architectural, une fois la structure construite, le génome continue à agir car il est responsable de son fonctionnement, son métabolisme, ses sécrétions, son activité et ses réparations. Les interactions milieu-gènes ne se limitent donc pas seulement à la phase de la construction mais se poursuivent tout au long de la vie de l'animal.

d) L'influence du milieu sur les gènes

La représentation du processus de l'ontogenèse débute habituellement par les gènes, l'ADN qui marque le début d'une séquence unidirectionnelle du type :



laissant sous cette forme bien peu de marge de manœuvre à l'effet du milieu. L'ADN, pourtant, est une molécule inerte. Elle ne peut pas à elle seule « décider » d'engager sa transcription vers l'ARN. Cette transcription nécessite un signal et une certaine assistance de la part de substances comme des hormones et des polypeptides qui sont donc tout aussi à l'origine de la construction du phénotype que l'ADN. L'ARN seul ne peut pas non plus arriver à produire un polypeptide. Cette transduction dépendra encore une fois de la présence de substances clés. Le milieu participe donc pleinement à la construction. Le milieu peut aller encore plus loin et même modifier l'ADN *via* l'ARN par transcription inversée. Il est donc clair que le milieu peut agir à tous les niveaux de l'activité génétique.

La conception classique du rôle de l'ADN a cédé la place à un processus plus dynamique où les produits des gènes eux-mêmes contribuent à stimuler ou inhiber leur activité. Dans ce processus, l'ontogenèse ne peut plus se représenter comme une séquence linéaire d'événements ou même une bille roulant dans un relief épigénétique. Elle se représente plutôt comme un réseau (*network*) d'influences bidirectionnelles entre le milieu, le comportement, l'activité neuronale et celle des gènes (figure 3.1 C), ce que le psychologue Gilbert Gottlieb (1929-2006) appelle l'ontogenèse probabiliste [1]. En consultant la représentation graphique de l'ontogenèse probabiliste, il

devient proprement impossible maintenant de distinguer de manière causale l'apport du milieu et celui des gènes, les deux sont inextricablement interreliés. Sachant cela, nous sommes maintenant à même d'apprécier la diversité de ces influences en approfondissant quelques exemples classiques d'études d'ontogenèse comportementale.



ENCART 3.1 Transmission transgénérationnelle des traits acquis par l'épigénétique

Différents facteurs environnementaux, comme l'exposition à des agents chimiques ou les expériences vécues par les individus durant leur développement, peuvent modifier le fonctionnement de leurs gènes sans altérer la structure de leur ADN. C'est ce que l'on appelle l'**épigénétique** qui fait référence à tous les mécanismes qui affectent la façon dont l'ADN est exprimé et traduit. L'ajout de groupements méthyls sur certaines bases de l'ADN constitue un de ces mécanismes qui peut entraîner une réduction, ou au contraire, une augmentation de l'expression de différents gènes, et permet ainsi d'expliquer les différences observées chez de vrais jumeaux ou encore entre individus issus d'un même clone. Ces modifications (ou marques) épigénétiques peuvent affecter le comportement et l'aptitude des individus dont l'épigénome a été altéré mais également dans certains cas ceux de leurs descendants. Par exemple, la quantité de nourriture consommée par le père tant chez l'homme que chez certains rongeurs peut augmenter la susceptibilité de leurs fils et petits-fils à développer certaines maladies, telles que le diabète ou des maladies cardiovasculaires. Plusieurs expériences réalisées chez le rat surmulot (*Ratus norvegicus*) ont également démontré que la quantité de soins apportés par les mères à leurs petits, et plus précisément le temps qu'elles passent à les lécher, influence l'activité d'un gène qui prédispose les rats contre le stress et affecte, chez les femelles devenues adultes, leur réponse au stress ainsi que leur comportement maternel vis-à-vis de leur propre descendance. Enfin des modifications épigénétiques peuvent avoir des effets persistants sur les capacités de mémorisation ou d'apprentissage. L'enrichissement de l'environnement durant le développement des animaux joue donc à cet égard un rôle crucial sur la manière dont ils se comporteront à l'âge adulte. Ces modifications épigénétiques peuvent en outre affecter l'évolution des caractères. De récentes études ont en effet démontré que des changements du taux de méthylation de l'ADN chez la souris peuvent être observés jusqu'à la 3^e génération, ce qui indique dans certains cas une transmission germinale des marques épigénétiques qui pourraient alors évoluer par sélection naturelle (chapitre 5). Les changements épigénétiques enfin peuvent jouer un rôle important en sélection sexuelle (chapitre 8) et contribuer ainsi à l'évolution des caractères. Notamment, une étude réalisée chez le rat a révélé que l'exposition au pesticide vinclozoline, un fongicide dont les effets perturbateurs sur le système endocrinien augmentent le risque de développer des maladies à l'âge adulte et diminuent la fertilité des mâles, influence le choix de partenaire des femelles durant au moins trois générations chez le rat. Plus précisément, les femelles préfèrent non seulement les mâles qui n'ont pas été exposés au vinclozoline par rapport à ceux qui y ont été directement exposés mais sont également capables de discriminer les mâles dont les grands-parents ont ou n'ont pas été exposés et choisissent à nouveau préférentiellement les mâles dont les ancêtres n'ont pas été exposés au fongicide.

3.2 ONTOGÉNÈSE DES COMPORTEMENTS SEXUELS

Plusieurs animaux sexués ont des comportements qui sont typiquement mâles ou femelles. Prenons comme exemple le comportement sexuel du rat de laboratoire, le rat surmulot (*Rattus norvegicus*). Les mâles sont plus agressifs que les femelles et sont donc plus enclins à engager un combat lorsqu'ils rencontrent un inconnu, particulièrement s'il s'agit d'un mâle. S'ils rencontrent une femelle sexuellement réceptive, par contre, leur comportement est différent : ils la poursuivent, copulent à répétition puis éjaculent, ce qui met un terme momentané à leur intérêt sexuel. Le comportement d'une femelle est très différent. Au contact d'un mâle, une femelle, dont la condition hormonale est propice à la reproduction, adoptera une posture dite de **lordose**, une position qui invite le mâle à la monter et à copuler (illustrée au bas de la figure 3.2). Une fois inséminée, elle construira un nid plus ou moins élaboré, donnera naissance et allaitera, toutes des activités absentes chez les mâles. Quelle série d'influences entre les gènes, le comportement, les neurones et le milieu permettent l'élaboration de ces différences sexuelles ?

Le sexe d'un mammifère (ou d'un oiseau) est associé aux chromosomes qu'il porte : chez les mammifères, le mâle porte une paire de chromosomes XY et la femelle une paire XX. Puisque le sexe d'un mammifère ou d'un oiseau est associé aux chromosomes qu'il porte, il est bien évident que les différences entre les sexes ont un fondement génétique. Mais dire que la différence est génétique nous dit bien peu sur le lien qui existe entre le ou les gènes distinctifs et la construction d'individus différents qui se comportent différemment. Comment la différence génétique interagit-elle avec le milieu et les autres gènes pour produire des différences comportementales ?

a) Hormones : effets organisateurs et déclencheurs

Dès la fécondation, l'embryon d'un mammifère reçoit une paire de chromosomes XX ou XY. De tous les gènes reçus sur l'ensemble des chromosomes, il n'y a qu'une petite partie du chromosome Y qui porte des gènes qui fera toute la différence entre devenir un mâle ou une femelle. Ces gènes ne codent pas directement pour un comportement ou une structure en particulier, mais pour la fabrication d'une substance, le facteur de détermination testiculaire (FDT), une molécule qui, lorsqu'elle est présente, affecte l'expression des gènes des cellules embryonnaires qui servent à fabriquer les gonades. Le FDT a un effet organisateur. En présence de FDT, ces cellules se développent en testicules. En son absence, elles se développent en ovaires.

Les effets organisateurs et déclencheurs du FDT chez le rat

L'ontogenèse du rat surmulot (*Rattus norvegicus*) est représentée par le diagramme de la figure 3.2

L'effet organisateur

L'embryon de gauche a une paire de chromosome XX et en l'absence du chromosome Y, il ne produira pas de FDT. Cette absence de FDT fera en sorte que le cerveau développera des récepteurs d'estrogène et que les gonades se développeront en ovaires plutôt qu'en testicules. À la naissance, le cerveau développera les circuits neuronaux des comportements femelles. L'embryon de droite reçoit un chromosome Y, ce qui donne lieu à la sécrétion de FDT et donc au développement des gonades en testicules. À la naissance, la testostérone permettra le développement des circuits neuronaux responsables des comportements sexuels mâles.

L'effet déclencheur

Chez une femelle ayant subi l'effet organisateur dû à l'absence de FDT, la présence d'estrogène dans le sang déclenchera la position de lordose lorsqu'elle sera stimulée de manière appropriée par un mâle. La présence de testostérone dans le sang d'un mâle adulte ayant subi l'effet organisateur du FDT pendant l'embryogenèse déclenchera les comportements nécessaires à la copulation lorsqu'il sera en présence d'une femelle réceptive.

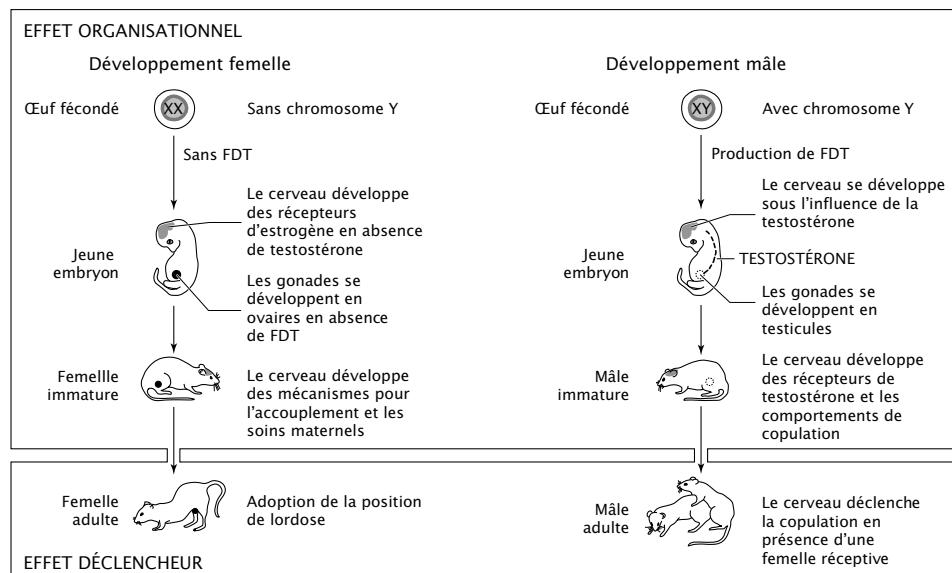


Figure 3.2 – Effets organisateur et déclencheur des hormones sexuelles.

Modifié de Alcock [2].

Une fois les testicules développés, ils sécreront de la **testostérone** qui, même à faible concentration, aura des effets sur l'expression des autres gènes de l'embryon. À ce stade très précoce, le facteur de détermination testiculaire et la testostérone ont un **effet organisateur** tant sur le plan du développement des organes génitaux que

celui des autres organes incluant le cerveau. Il est clair que pour produire un mâle et une femelle, il faut avant tout une différence génétique, mais cette différence est simplement à la source d'une cascade d'interactions entre le milieu et un grand nombre de gènes qui organisent l'ensemble des processus ontogéniques pour arriver à produire *in fine* des individus dont le comportement et l'aspect seront mâle ou femelle (figure 3.2).

Effet organisateur

La présence (ou l'absence) d'une hormone pendant l'ontogenèse peut exercer un effet organisateur en déterminant la mise en place de structures comme les gonades, récepteurs hormonaux spécialisés, circuits sensoriels et moteurs spécifiques.

L'effet organisateur des hormones ne cesse pas après la naissance. Prenons le cas d'un rat mâle castré à la naissance, de sorte qu'aucune testostérone ne circule dans son sang. On aura beau lui injecter une dose de testostérone à l'âge adulte, cela ne suffira pas à déclencher le comportement sexuel approprié en présence d'une femelle réceptive. C'est dire que la présence de l'hormone aurait été nécessaire même après la naissance afin de permettre l'organisation mâle du système nerveux. Cette organisation nerveuse lui aurait permis de réagir de manière appropriée à une femelle réceptive. Il ne faut pas croire que l'absence de testostérone *post-partum* ait pu empêcher tout effet organisateur sur l'animal bien au contraire. À preuve une injection d'estrogène administrée à un mâle castré adulte suffirait à lui faire adopter une position de lordose, un comportement typiquement femelle qui invite le mâle à monter et copuler. C'est donc qu'en absence de testostérone post-naissance, l'organisation du cerveau du jeune rat s'est poursuivie vers un cerveau femelle, développant plutôt les circuits nécessaires à l'émission de comportements sexuels femelles. Exposé à la testostérone *post-partum*, il développera les circuits comportementaux mâles. Dans les deux cas, ces effets organisateurs demeureront muets tant et aussi longtemps que l'hormone n'aura pu ultérieurement exercer son **effet déclencheur**.

Effet déclencheur

L'effet d'une hormone dont la présence ponctuelle est nécessaire pour faciliter ou inhiber l'émission d'un comportement.

b) Les multiples conséquences de l'exposition à la testostérone pendant l'embryogenèse

C'est en tirant profit de la variation naturelle de l'exposition à la testostérone *in utero* que l'on peut explorer l'effet organisateur qu'aura cette hormone sur le comportement de l'animal une fois né. La plupart de ces études portent sur des rongeurs, principalement des souris (*Mus musculus*) et des gerboises de Mongolie (*Meriones unguiculatus*) parce que leurs portées nombreuses, de 6 à 14 souriceaux et 5 gerboises en

moyenne, font en sorte qu'un fœtus d'une même portée peut se retrouver entouré de deux frères (individus 2M) ou deux sœurs (2F). Or, l'entourage d'un fœtus affecte significativement son niveau d'exposition à la testostérone. En effet, puisque les gonades de chaque fœtus mâle secrètent (surtout vers la fin de la gestation) de la testostérone, qui se diffuse dans le liquide amniotique, les fœtus 2M sont exposés à des niveaux de testostérone supérieurs à ceux des fœtus 2F. Cette variation naturelle de l'exposition à la testostérone *in utero* nous permet donc d'en explorer la conséquence après la naissance.

L'exemple des souris et des gerboises

Les naissances des jeunes lors de ces expériences se font par césarienne, ce qui permet au chercheur de noter pour chacun sa position dans l'utérus. De cette manière, chez les souris, on a pu démontrer que la position intra-utérine affecte les comportements agressifs et reproducteurs tant des mâles que des femelles. Par exemple, on sait que les femelles 2F sont sexuellement moins attrayantes et plus agressives, ont des vies reproductives plus courtes et des portées dont la sex-ratio est biaisée vers la production de mâles [3]. La chercheuse Mertice Clark, de l'université McMaster au Canada, a démontré un nombre impressionnant d'effets de la position intra-utérine chez la gerboise de Mongolie, allant de différences dans l'attachement au nid, au comportement parental, la sex-ratio et le développement de structures cérébrales, dont l'hippocampe, que l'on croit associé aux capacités spatiales d'un individu [4].

L'exemple des mouettes rieuses

Bien que la plupart des études sur les effets organisationnels des hormones sur les fœtus portent sur les mammifères, les oiseaux ne sont pas en reste. Plus récemment, on a établi qu'au moment de la ponte, les femelles fournissent aux embryons plus que de simples substances nutritives. Elles ajoutent aussi un grand nombre de produits, entre autres de la testostérone. L'ajout de cette hormone a des effets organisationnels importants chez l'oiseau. Comme chez la souris et la gerboise, un grand nombre de caractères à l'âge adulte en sont donc affectés. Par exemple, Ton Groothius et ses collègues de Groningen aux Pays-Bas ont pu démontrer que l'injection de testostérone à des concentrations en deçà des limites physiologiques habituelles dans les œufs de la mouette rieuse (*Larus ridibundus*) pouvait avoir des effets importants, même 10 mois plus tard sur son comportement adulte. Les adultes mâles et femelles issus d'œufs injectés de testostérone sont socialement plus dominants, plus agressifs et arborent plus tôt une robe nuptiale plus complète (figure 4.3). En (A) : en abscisse, les différents comportements agressifs et de dominance et, en ordonnée, la fréquence d'observation de ceux-ci par heure. Les histogrammes blancs sont des adultes issus d'œufs témoins, ceux en noir des adultes provenant d'œufs injectés de testostérone. Les astérisques au-dessus de chaque paire d'histogrammes indiquent que la différence est significative d'un point de vue statistique. En (B) : la livrée nuptiale (tête noire et ailes blanches) est plus complète chez les individus issus d'œufs injectés de testostérone (histogrammes noirs) que chez les individus témoins.

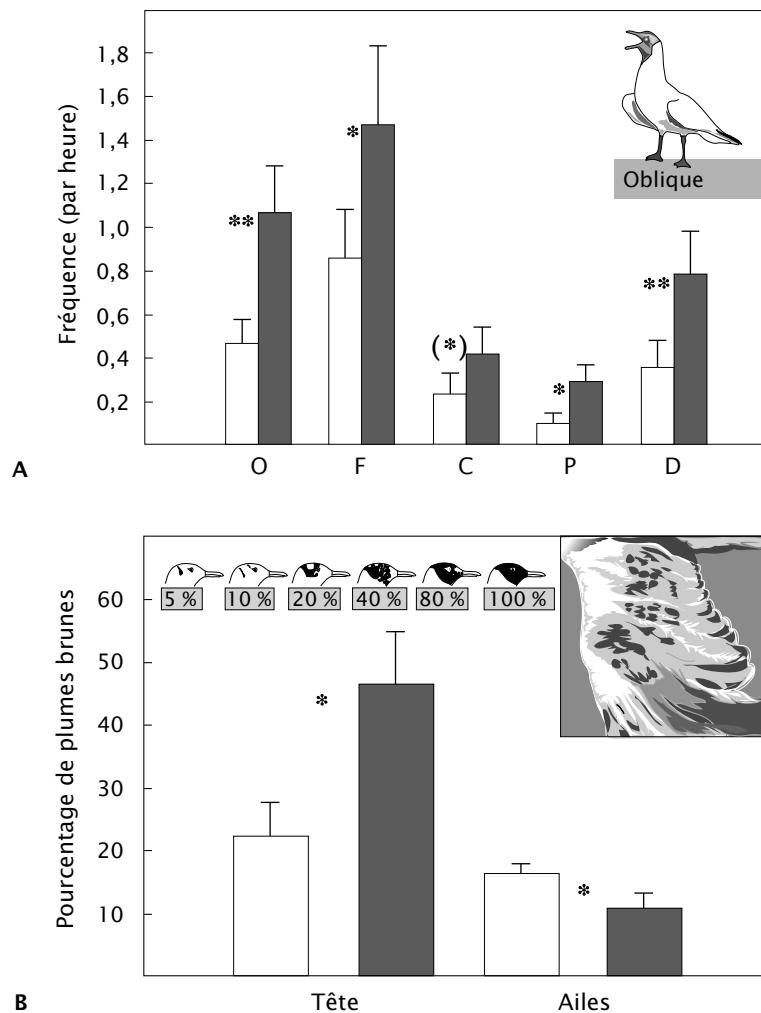


Figure 3.3 – Les effets de l'injection de testostérone, quantités en deçà des limites physiologiques dans les œufs de mouette rieuse (*Larus ridibundus*).

Modifié de Eising *et al.* (2006) [5].

3.3 ONTOGÉNÈSE DES COMPORTEMENTS SOCIAUX

Chez de nombreuses espèces, le premier contact social d'un individu est avec un parent. Chez les espèces nidifuges, c'est-à-dire les espèces où les jeunes sont rapidement indépendants, comme les poussins et les canetons, les chèvres, les gnous et les poulains, les jeunes sont mobiles très tôt après la naissance. Cette capacité leur pose un risque particulier : ils peuvent s'éloigner de leur parent et risquer d'en perdre la trace et d'en mourir. Il est donc particulièrement important pour le jeune de ces

espèces d'acquérir rapidement à la naissance la capacité de reconnaître son parent : c'est le rôle que joue l'**empreinte**.

L'origine trouble du mot « empreinte »

On attribue à Konrad Lorenz d'avoir nommé cette forme d'attachement l'**empreinte**. Fait important, Lorenz étudiait le phénomène chez les oies cendrées dont les oissons qu'il avait élevés dès la naissance avaient appris à le suivre partout. Une fois adultes, les jars qu'il avait ainsi élevés dirigeaient leurs parades sexuelles vers les humains, dont Lorenz lui-même. Il en conclut que l'empreinte qui avait servi jadis à identifier le parent avait aussi servi à reconnaître le partenaire sexuel. Au début on pensa donc que l'**empreinte** déterminait en même temps la reconnaissance du parent et de l'éventuel partenaire sexuel. Alors que c'est le cas chez l'oie, les études subséquentes sur d'autres espèces permirent néanmoins de comprendre que chez la plupart des espèces, les empreintes filiale et sexuelle reposent sur des mécanismes et des stimuli distincts. Pour cette raison, nous aborderons ici les deux phénomènes d'empreinte séparément.

L'empreinte

L'empreinte est une forme d'apprentissage, généralement chez de jeunes sujets. Cet apprentissage n'est possible que pendant une période sensible pendant laquelle une exposition à un objet mène à l'établissement d'une préférence marquée et durable pour cet objet. Cette préférence est souvent difficile à modifier et lorsqu'elle porte sur la reconnaissance des parents, on parle d'**empreinte filiale**, alors qu'on parle d'**empreinte sexuelle** lorsqu'il s'agit de reconnaissance d'un éventuel partenaire sexuel.

a) L'empreinte filiale

L'empreinte filiale est un phénomène qui permet la reconnaissance d'un parent. Il s'agit de la formation, peu après la naissance, d'un attachement à un objet donné, habituellement le parent, qui se manifeste par une tendance prioritaire à vouloir toujours demeurer à proximité de cet objet. Elle a été étudiée chez plusieurs animaux, et bien que les détails varient d'une espèce à l'autre, en général l'**empreinte filiale** partage un certain nombre d'attributs : une disposition à approcher des objets porteurs d'un certain nombre de stimuli particuliers et la capacité à former rapidement une préférence marquée pour cet objet à la suite d'expositions plus ou moins brèves à un moment particulier après la naissance.

Comment étudie-t-on l'empreinte filiale ?

Pour étudier les facteurs responsables de l'**empreinte filiale**, il est nécessaire de procéder à une expérience de type Kaspar Hauser où, dès sa naissance, le jeune est placé en isolement le plus complet, dans l'obscurité et le silence. Il est ensuite exposé, à des âges différents, à un stimulus pendant un bref moment, puis replacé en isolement en attendant le moment où son attachement envers l'objet sera mesuré. On mesure cet attachement en lui offrant le choix entre deux stimuli, celui auquel il a été exposé

précédemment et un nouveau stimulus qu'il n'a jamais vu. L'observateur note alors sa tendance à approcher l'un des deux. L'intensité de l'attachement sera mesurée par l'effort que le jeune accepte de consentir pour demeurer près du stimulus (figure 3.4).

Qui était Kaspar Hauser

On appelle Kaspar Hauser une expérience d'isolement à la naissance, en référence à un jeune homme fortement perturbé qu'on aurait trouvé près du marché de Nuremberg en 1828 et dont les troubles profonds de comportement avaient été attribués au fait qu'il aurait été gardé en isolement dès sa naissance.

Période critique ou période sensible ?

Des expériences systématiques sur l'empreinte des canetons colvert (*Anas platyrhynchos*) ont permis d'établir qu'il est important, lors de sa première exposition au stimulus, que le jeune puisse activement s'en approcher. En effet, s'il est simplement confiné ou même transporté vers le stimulus sans avoir à se déplacer lui-même, l'empreinte sera faible ou inexistante. On note aussi que l'âge auquel le jeune est exposé au stimulus compte beaucoup dans la force de l'attachement qui en résulte. L'attachement maximal est observé lorsque sa première exposition à l'objet se situe entre sa 9^e et sa 17^e heure de vie (figure 3.5). Au contraire, des expositions avant ou après cette période ne produisent pas un attachement. Étonnamment, des expositions trop tardives, au-delà de 21 heures après l'éclosion, donnent lieu à une aversion plutôt qu'un attachement.

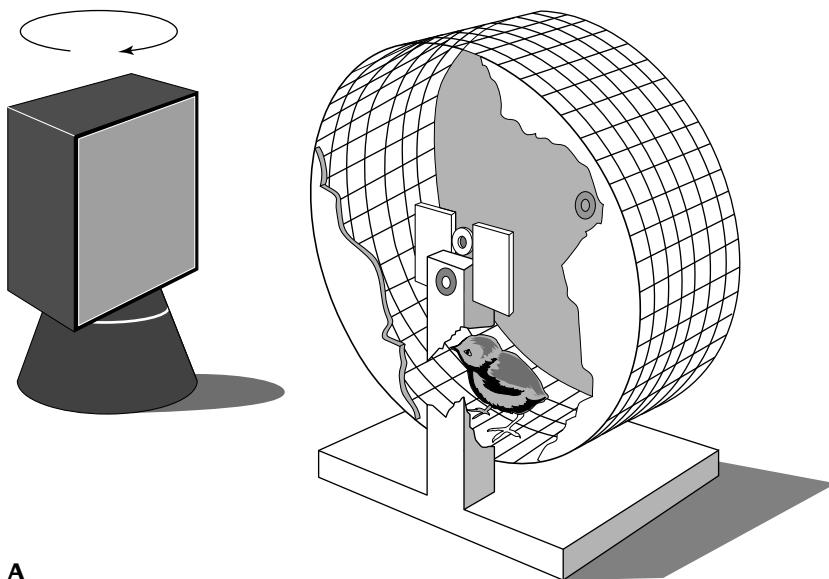


Figure 3.4 - Procédures utilisées pour explorer le phénomène d'empreinte filiale chez les poussins.

En A : un jeune poussin élevé dans le noir est placé dans une roue dont le plancher grillagé lui permet d'observer un stimulus expérimental, ici une boîte rouge qui tourne sur elle-même. Adapté de Horn G. (1998) [6].

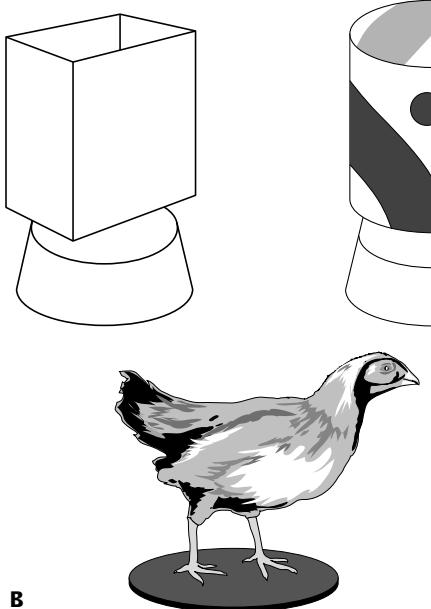


Figure 3.4 – Procédures utilisées pour explorer le phénomène d'empreinte filiale chez les poussins. (suite)

En **B** : trois exemples de stimuli expérimentaux dont on fait usage dans des études sur l'empreinte filiale, une boîte, un cylindre coloré et un modèle naturalisé d'une poule. Adapté de Bolhuis et Honey (1998) [7].

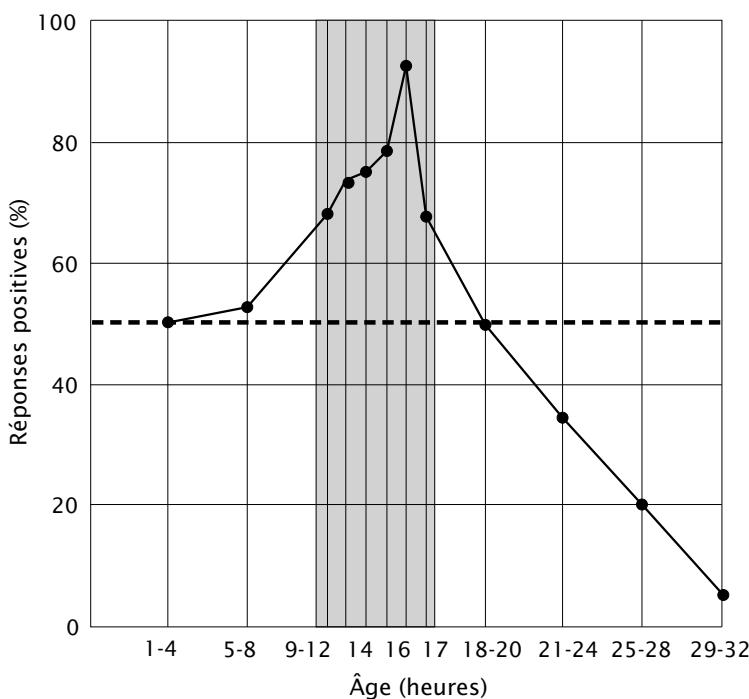


Figure 3.5 – Expérience de type Kaspar Hauser.

Cette expérience, chez le canard domestique, vise à établir la période la plus propice à la formation de l'empreinte filiale. La période allant de 9-17 heures après la naissance est la plus propice à l'empreinte, il s'agit d'une période sensible. D'après les travaux de Hess.

La période circonscrite pendant laquelle l'exposition produit un attachement a été d'abord nommée **période critique**, expression empruntée à l'embryologie. Cet emprunt pourrait laisser croire qu'il s'agit d'une période de durée fixe dont les conséquences sont irrévocables. La réalité comportementale, cependant, est tout autre, puisque souvent, il n'est pas impossible de renverser les conséquences de l'empreinte. De plus, il est aussi possible de faire varier la période pendant laquelle l'expérience précoce exercera son influence sur l'animal. À cause de cela, en comportement animal, on fait plutôt référence à des **périodes sensibles** plutôt qu'à des périodes critiques.

Une préférence pour certains stimuli

Le phénomène de l'empreinte semble ouvrir la porte à la formation d'un attachement profond à tout objet auquel un jeune serait exposé pendant la période sensible. Cependant, même s'il s'expose dès la naissance à un grand nombre de stimuli, il est rarissime qu'il s'attache à autre chose que son parent. En effet, l'animal semble pouvoir former des attachements plus solides envers certains objets, habituellement ceux dont l'apparence et le comportement se rapprochent le plus de la cible visée : le parent.

L'expérience de Sir Gabriel Horn et ses collègues de Cambridge

Cette expérience illustre l'influence combinée de l'exposition à un objet et la tendance spontanée à approcher des objets dont l'apparence se rapproche de l'aspect habituel du parent.

Horn a exposé brièvement de très jeunes poussins, préalablement maintenus dans l'obscurité totale, à un objet expérimental, soit une boîte rouge ou une poule naturalisée, alors que ceux d'un groupe témoin n'étaient exposés à rien de plus qu'une lumière diffuse. Après quoi, on les remettait à l'obscurité. Deux heures plus tard, lorsqu'on leur offre un choix entre les deux stimuli, chacun des individus exposés au cube ou à la poule préfèrent fortement le stimulus auquel ils ont été exposés alors que ceux du groupe témoin semblent indifférents (figure 3.6). L'attachement semble d'égale force dans les deux cas (K1 et K2 sont égaux figure 3.6). Ce résultat semble indiquer qu'il est possible d'induire un attachement pour un objet tout à fait farfelu, le cube rouge, mais cet attachement n'est pas fixe et se modifie au cours du temps. En effet, un test, de préférence 24 heures après l'exposition aux objets, donne des résultats assez différents. Tous les individus, même ceux du groupe témoin, montrent alors un attachement accru envers la poule naturalisée (Δ y indique l'accroissement de la préférence du groupe témoin pour la poule, figure 3.6), qui s'ajoute à l'effet de l'exposition préalable à cet objet. Il semble donc que les poussins développent, et ce même sans y avoir été exposés, un attachement à un objet qui a l'apparence de leur mère. Cet accroissement spontané de l'attachement pour la poule naturalisée a néanmoins besoin d'un déclencheur, puisqu'il est observé même chez des sujets maintenus dans l'obscurité totale sans stimulation visuelle. Une exposition à la lumière, même brève et diffuse, est donc nécessaire pour enclencher le processus d'ontogenèse qui mène à l'attachement progressif envers la poule naturalisée, attachement dont la force sera accrue par une exposition à cet objet.

Quelles caractéristiques de la poule naturalisée font l'objet de cet attachement progressif ? Une série d'expériences démontre que ces caractères varient d'une espèce à l'autre. Par exemple, les bébés humains sont attirés vers des objets dont la configuration rappelle celle d'un visage. Il en va de même pour les poussins qui semblent attirés vers des objets dont la configuration rappelle celle du corps d'un oiseau. En particulier, il semble que la tête et le cou soient des régions principalement visées, et que la présence d'yeux et de stimulations sonores soit spécialement efficace.

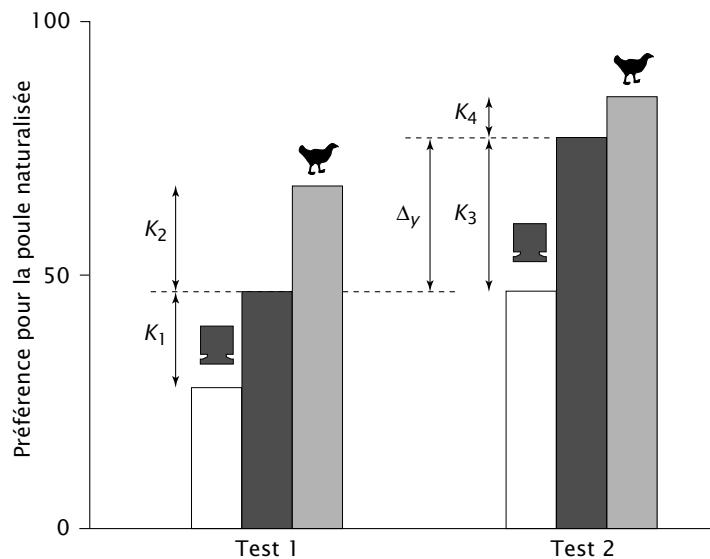


Figure 3.6 – L'expérience de Gabriel Horn démontrant une prédisposition à l'empreinte.

(Adapté de Bolhuis et Honey, 1998)

b) L'empreinte sexuelle

L'empreinte sexuelle est un attachement ou une préférence sexuelle d'un adulte envers un objet, suite à ses interactions avec cet objet pendant son enfance. Elle est moins étudiée que l'empreinte filiale et presque toutes ses études portent sur les oiseaux. Alors que l'empreinte filiale se retrouve surtout chez des espèces précoces comme les oiseaux nidifuges, l'empreinte sexuelle est plus générale. Elle se caractérise par une période sensible plus tardive et plus longue. De plus, alors que l'attachement de l'empreinte filiale est presque immédiat, celui de l'empreinte sexuelle ne s'exprime que chez l'adulte. Contrairement à l'empreinte filiale qui peut porter sur un grand nombre de stimuli, l'empreinte sexuelle est plus fortement dirigée par des prédispositions, de sorte qu'il sera plus difficile de former des préférences pour des stimuli inappropriés. Enfin, l'empreinte sexuelle est beaucoup plus influencée par des interactions sociales que ne l'est l'empreinte filiale.

L'empreinte sexuelle est importante chez les espèces dimorphiques où les mâles et les femelles sont d'aspects différents, comme c'est le cas chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), un petit oiseau granivore d'Australie qui a été l'objet de nombreuses études sur le sujet. Tirant profit de la variation entre les couleurs de la livrée de différentes lignées, on a pu constater que les mâles élevés avec des parents de lignées différentes préfèrent à l'âge adulte des femelles de la lignée maternelle. En fait, ces mâles courtisent même des mâles de la lignée maternelle de préférence à des femelles de la lignée paternelle. L'effet de l'empreinte sexuelle est moins évident chez les préférences sexuelles des femelles, probablement parce que le chant du mâle y joue un rôle plus important que l'apparence. On rapporte, par exemple, que les femelles préfèrent des mâles dont la couleur du bec se rapproche de celle de leur père. En ce qui concerne la couleur de la livrée, cependant, le résultat est inversé. Lorsque des couples de lignées différentes élèvent ces femelles, elles semblent préférer les mâles qui ont une livrée semblable à celle de la lignée maternelle et non paternelle.

L'expérience des becs vernis

Afin de mieux comprendre l'effet de l'empreinte chez les femelles, le chercheur Dave Vos, de l'université de Groningen, a eu l'idée d'utiliser des diamants mandarins d'une lignée blanche, où les mâles et les femelles ont des apparences identiques exception faite du bec qui est orange chez les femelles et rouge chez les mâles. Dans ces expériences, Vos modifia la couleur des becs des parents avec du vernis à ongles, créant tantôt des mâles au bec orange et tantôt des femelles au bec rouge. Ses expériences démontrent que les mâles préféreront courtiser plus tard des partenaires sexuels, qu'ils soient mâles ou femelles, dont le bec est de la couleur de leur mère. Les femelles, elles, ne sont pas dupes et préféreront toujours les partenaires mâles aux partenaires femelles, faisant peu de cas de la couleur du bec. Il semble donc que les mâles portent une attention particulière aux détails morphologiques pour reconnaître une partenaire, alors que les femelles, elles, portent plus d'attention aux indices comportementaux. Ce résultat peut sembler paradoxal dans la mesure où, souvent, ce sont les mâles qui portent des caractères morphologiques extravagants et non les femelles. Nous reviendrons sur ce point au chapitre 8.

L'expérience des fausses crêtes

Comparée à l'empreinte filiale, l'empreinte sexuelle pourrait avoir des conséquences importantes sur l'évolution. C'est dans ce contexte que la chercheuse Klaudia Witte et ses collègues de l'université de Bielefeld ont effectué une expérience sur un pinson sexuellement monomorphe, le capucin javanais (*Lonchura leucogastroides*). Dans cette expérience, Witte collait une plume rouge sur la tête de certains adultes, de sorte que les jeunes étaient élevés par des parents porteurs de crêtes, sans crête ou dont un seul des deux, le père ou la mère, portait la crête. Elle offrait ensuite aux individus devenus adultes un choix entre des partenaires porteurs de crête ou non. Les mâles qui avaient été élevés par un couple porteur de crêtes ou par un couple dont seule la mère portait une crête démontraient une préférence marquée pour des femelles qui portaient une crête. Si le père avait été le seul à porter la crête, par contre, le jeune ne démontrait aucune préférence marquée pour les femelles porteuses de crête. Les femelles qui avaient été élevées par des

parents qui portaient tous deux une crête montraient une préférence pour des mâles porteurs de crête. Par contre, contrairement aux mâles, la femelle avait une préférence pour les mâles à crête, que ce soit la mère ou le père seuls qui avait porté la crête. Ces résultats démontrent que l'empreinte sexuelle pourrait donner naissance à des préférences pour des traits extravagants chez des espèces qui, au départ, sont tout à fait monomorphes et semblent confirmer que l'empreinte sexuelle a des effets différents chez les mâles et les femelles.

Il apparaît donc que chez ces deux espèces de pinsons estrildidés, l'empreinte sexuelle fait en sorte que la préférence sexuelle des fils, une fois devenus adultes, dépendra de l'apparence de leurs mères. Les filles semblent plus difficilement influençables par l'apparence des parents, bien que chez le pinson javanais, il suffit qu'une fille ait vu sa mère ou son père porter la crête pour qu'ensuite, une fois adulte, elle manifeste une préférence pour un partenaire porteur de crête.

3.4 ONTOGÉNÈSE DU CHANT D'OISEAU

Contrairement aux humains, plusieurs animaux semblent pouvoir émettre les sons caractéristiques de leur espèce avant même d'avoir pu les entendre. Mais il est aussi évident, que plusieurs autres, notamment certains oiseaux, doivent apprendre le chant de leur espèce. C'est William Thorpe (1902-1986), pionnier de l'éthologie à Cambridge, qui remarqua que de jeunes pinsons des arbres (*Fringilla coelebs*) pris au nid dès l'éclosion et élevés en laboratoire sans possibilité d'entendre le chant de mâles adultes, produisaient des chants aberrants qui ressemblaient peu au chant normal de l'espèce. S'il permettait à ces jeunes oiseaux d'entendre des chants adultes normaux, alors le chant des jeunes s'améliorait et venait à ressembler à ceux de l'espèce. Cette observation de Thorpe et les études subséquentes de son étudiant, Peter Marler, aujourd'hui professeur émérite, allaien déclencher une vague de recherche incorporant le comportement, la physiologie et la neurobiologie qui continue encore aujourd'hui à prendre de l'ampleur.

Chez les oiseaux, le chant est sexuellement dimorphique : habituellement, seuls les mâles chantent. Il arrive que les femelles chantent aussi et souvent, dans ces cas, elles engagent des duettos impressionnantes avec leur mâle où le chant des deux individus s'imbrique et se complète si parfaitement qu'il est difficile de croire qu'il s'agit d'un duo. Au sein d'espèces où seuls les mâles chantent, les femelles ne sont pas pour autant exemptées d'apprentissage, elles doivent apprendre à reconnaître ce chant. Pour elles, il s'agira d'un processus fortement associé à l'empreinte sexuelle.

Il y a deux types d'oiseaux chanteurs : ceux qui, comme le canari (*Serinus canaria*) ou l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*), ont un programme d'apprentissage ouvert qui leur permet de modifier leur chant même à l'âge adulte, et d'autres qui, comme le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) ou le diamant mandarin, ont un programme fermé où le chant une fois cristallisé à l'âge adulte ne change plus. Les études d'ontogenèse portent surtout sur les oiseaux dont le programme est fermé.

- *Phase de mémorisation : la formation d'un gabarit*

Le processus d'acquisition du chant débute par une phase de mémorisation chez le jeune oiseau, durant laquelle il forme un **gabarit** sonore (*template* en anglais) qu'il gardera en mémoire. Ce gabarit se forme automatiquement à l'audition du chant de mâles adultes de son espèce, pourvu qu'elle ait lieu pendant une période sensible qui varie d'une espèce à l'autre. Chez le bruant à couronne blanche, par exemple, elle se situe entre 20 à 70 jours après l'éclosion. Fait important, pendant la formation de ce gabarit, le jeune ne chante pas. Il s'agit donc d'une forme d'apprentissage tout à fait automatique et passive.

Il ne suffit pas simplement d'entendre n'importe quel son pour enclencher l'établissement du gabarit. Ce processus nécessite l'audition du chant de l'espèce. Cela laisse supposer que la maturation des neurones du cerveau génère un filtre capable de distinguer les sons caractéristiques de l'espèce, tout en demeurant sourd aux autres. Par exemple, le bruant des marais (*Melospiza georgiana*) vit naturellement dans des milieux où il se retrouve parmi de nombreux bruants chanteurs (*M. melodia*). Ces deux espèces du même genre ont des chants assez semblables. Néanmoins, l'audition de chants de *M. melodia* ne permet pas la formation d'un gabarit par *M. georgiana*. C'est en faisant usage de chants synthétiques auxquels les jeunes étaient exposés pendant la période sensible qu'on a pu établir que le cerveau du jeune *M. georgiana* n'utilise pas la rythmique pourtant si différente de son chant pour le reconnaître mais utilise plutôt une différence plus subtile associée à la forme de la syllabe. Un peu comme les filtres visuels pour la détection des proies et des prédateurs, dont nous avons parlé au chapitre 2, le cerveau des jeunes bruants possède des filtres sonores qui lui permettent d'identifier, à partir de sa configuration, la syllabe typique du chant de son espèce et de l'incorporer à son gabarit.

- *Phase sensori-motrice : la production du chant*

Vous avez peut-être déjà remarqué que les oiseaux, particulièrement ceux des zones tempérées, ne chantent pas tout au long de l'année. Le chant est réservé à la période de reproduction et sert soit à défendre un territoire, soit à attirer les femelles, ou les deux à la fois. Un jeune mâle qui aura formé un gabarit alors qu'il était au nid passera l'hiver sans chanter. Au printemps, la sécrétion de testostérone aura un effet déclencheur qui l'incitera à émettre ses premiers chants. Ces chants ressemblent assez peu à ceux du gabarit mémorisé l'automne précédent pendant la période sensible. Il doit alors s'exercer et apprendre à coordonner les muscles de sa **syrinx** afin d'arriver à reproduire le chant qui correspond au gabarit. Cette **phase sensori-motrice** s'appelle ainsi parce que l'oiseau doit pouvoir entendre (sensori) sa production sonore afin de pouvoir modifier l'exécution (motrice) de son chant et le faire correspondre au gabarit. Un oiseau qu'on assourdirait après la mémorisation du gabarit mais avant la phase sensori-motrice ne pourrait donc émettre qu'un chant rudimentaire très différent du chant adulte normal.

La phase sensori-motrice est aussi une phase particulièrement créative et le jeune produira des nouveautés sonores et un répertoire passablement plus diversifié que celui de l'adulte type. Cependant, à mesure qu'approche la fin de cette phase

plusieurs chants de son répertoire seront abandonnés, et il ne conservera que ceux qu'il chantera de manière invariable pour le restant de sa vie. On dira alors que le chant s'est cristallisé. Cette période d'attrition des chants juste avant la **cristallisation** sera fortement affectée par ses interactions sociales. Par exemple, les mâles du bruant à couronne blanche qui défendent leur premier territoire utilisent souvent en début de saison un répertoire diversifié, qui rétrécit au cours du temps de sorte qu'au moment de la cristallisation on entendra qu'un seul chant territorial, souvent celui qui ressemble le plus à celui d'un de ses voisins.

Points clefs

- L'ontogenèse est l'ensemble des interactions entre les gènes et le milieu qui créent le phénotype d'un individu et le modifient tout au cours de sa vie jusqu'à sa mort.
- La conception du comportement, qui est soit inné soit le résultat du conditionnement du milieu, n'est pas très utile et pose un grand nombre de problèmes, dont les multiples sens du mot « inné ». Les influences génétiques ne peuvent être dissociées de celles du milieu car l'ADN est une molécule inerte dont la transcription nécessite des conditions préalables du milieu. De plus, les produits des gènes influencent l'activité des autres gènes et ils peuvent même être modifiés par le milieu *via* la transcription inversée.
- La conception de l'ontogenèse est passée de la préformation, où chaque structure est fixe et ne change que de taille relative par des phénomènes de croissance, à l'épigénétisme, où l'élaboration d'une structure, bien qu'affectée par les structures précédentes, n'en est pas simplement une variante. L'épigénétisme s'est lui-même transformé en épigénétisme probabiliste où les gènes, le milieu, le comportement et l'activité neuronale entretiennent un réseau d'influences bidirectionnelles où il est impossible de départager l'inné de l'acquis.
- Les hormones peuvent jouer un rôle organisationnel lorsqu'elles influencent l'ontogenèse de l'embryon et des jeunes. Elles ont aussi un rôle déclencheur chez l'adulte lorsque leur présence est nécessaire à l'expression d'un comportement.
- L'empreinte filiale est une forme spéciale d'apprentissage où les jeunes d'espèces précoces, exposés à certains objets pendant une période sensible, forment une empreinte qui se manifeste par un attachement à cet objet. L'attachement est plus intense pour les objets dont l'apparence et le comportement se rapprochent de ceux de véritables parents.
- L'empreinte sexuelle est distincte de l'empreinte filiale chez la plupart des animaux. L'empreinte sexuelle n'est pas limitée aux espèces nidifuges mais se retrouve chez plusieurs espèces qui prodiguent des soins parentaux. Elle se caractérise par une période sensible plus étendue et un attachement pour des stimuli précis qui ne se manifestera que plus tard à l'âge adulte. Chez les oiseaux,

Points clefs

les mâles sont plus sensibles à l'empreinte sexuelle, les préférences sexuelles des femelles se fondant généralement sur une plus grande variété de caractères.

■ L'apprentissage du chant est courant chez les oiseaux chanteurs. Cet apprentissage est aussi caractérisé par des périodes de sensibilité pendant lesquelles l'oiseau forme un gabarit, suivies, plusieurs mois plus tard, par une phase sensori-motrice déclenchée par la testostérone. Pendant cette phase, l'animal s'exerce à reproduire le chant qui correspond au gabarit acquis pendant qu'il était au nid. La phase sensori-motrice se termine avec la cristallisation, moment à partir duquel le chant demeurera invariable pour le reste de la vie de l'oiseau.

Pour en savoir plus

Pour connaître plus en détail les sujets abordés dans le présent chapitre, nous vous suggérons la lecture du chapitre 3, « Mise en place ontogénétique du comportement » paru dans :

CAMPAN R. et SCAPINI F., *Éthologie. Approche systémique du comportement*, 2002.

Pour aborder une approche plus évolutive au développement, nous vous suggérons :

DUFTY A.M. et DANCHIN É., « Développement du phénotype : l'approche physiologie évolutive », pp. 89-128, dans DANCHIN É., GIRALDEAU L.-A. et Cézilly F. (éds), *Écologie comportementale. Cours et questions de réflexions*, Dunod, Paris, 2005.

Questions de révision

3.1 Que reprocheriez-vous à la séquence suivante en tant que représentation de l'ontogenèse : ADN → ARN → Polypeptides → Protéines ?

3.2 Quelle différence y a-t-il entre l'épigénétisme et le préformationnisme ?

3.3 Donnez un exemple d'un effet organisateur et d'un effet déclencheur de la testostérone.

3.4 Qu'est-ce qu'une période sensible et en quoi se distingue-t-elle d'une période critique ?

3.5 Commentez l'idée de Rousseau : l'homme naît bon, c'est la société qui le corrompt, à la lumière de la biologie de l'ontogenèse.

3.6 Expliquez comment un oiseau chanteur qu'on aurait rendu temporairement sourd à sa naissance et à qui on rend l'ouïe au cours de l'hiver chantera au printemps suivant ?

3.7 Construisez un tableau comparatif des différences entre l'empreinte filiale et sexuelle ?

Réponses

3.1 Cette séquence laisse peu de place aux effets du milieu. Elle laisse entendre que le début du processus repose sur l'ADN alors qu'il faut un signal du milieu pour enclencher sa transcription. Il manque un effet de rétroaction des polypeptides et des protéines sur l'ARN et l'ADN. Enfin, il n'y a pas de flèche qui indique l'effet de l'ARN sur l'ADN par transcription inversée.

3.2 Le préformationnisme suppose que toutes les structures existent au départ et que l'ontogenèse se résume à un phénomène de croissance. L'épigénétisme, par contre, suppose que chaque structure naît d'une précédente sans pour autant y être présente.

3.3 *Effet organisateur* : la présence de testostérone pendant l'embryogenèse du rat organise les circuits du cerveau de sorte que la présence de testostérone à nouveau au moment de la naissance permet le développement des récepteurs de testostérone au cerveau et les circuits neuronaux de comportements sexuels mâles. *Effet déclencheur* : une fois adulte, une dose de testostérone chez le mâle déclenchera le comportement de copulation en présence d'une femelle réceptive.

3.4 Une période sensible est un intervalle de temps pendant lequel un individu est particulièrement impressionnable par un certain nombre d'événements qui auront un effet marquant sur son développement. La période sensible se distingue d'une période critique dans la mesure où ses frontières sont moins rigides et ses conséquences ne sont pas irrévocables.

3.5 (Il n'y a pas une seule réponse possible ici. L'objectif est que l'étudiant réfléchisse et se serve des concepts qu'il vient d'apprendre pour formuler un commentaire. La réponse ici n'est qu'un exemple.) Cette idée fait usage du mot « inné » sans doute pour désigner ce qui est présent à la naissance. Dans ce cas, le potentiel génétique de l'Homme pourrait donner lieu à un être entièrement différent s'il pouvait s'exprimer dans un autre milieu. Cette idée suppose que le milieu peut complètement renverser l'influence génétique, ce qui revient à ignorer totalement la génétique. Compte tenu des influences multiples entre le milieu et les gènes, cela peut sembler improbable pour l'ensemble des comportements humains.

3.6 Cet oiseau ne sera pas en mesure d'émettre le chant typique de son espèce. En l'assourdisant à la naissance, on l'aura empêché de former le gabarit pendant la période sensible. En lui rendant l'ouïe en hiver, il pourra s'entendre chanter au printemps, mais ne pourra ajuster son chant afin qu'il corresponde au gabarit.

3.7

	Empreinte filiale	Empreinte sexuelle
Espèces cibles	Les espèces précoces ou nidifuges	Toutes les espèces avec soins parentaux
Sexe visé	Les deux	Surtout les mâles
Période sensible	Courte et tôt	Longue et plus tardive
Potentiel d'empreinte sur des stimuli inappropriés	Plus élevé	Moins élevé, plus fortement dirigé par des prédispositions
Latence de l'effet	Immédiat	Plus tard, une fois adulte

L'APPRENTISSAGE

4

PLAN

- 4.1 Qu'est-ce que l'apprentissage ?
- 4.2 L'apprentissage associatif et non associatif
- 4.3 La table n'est pas aussi rase que le croit le behaviorisme
- 4.4 La cognition animale

OBJECTIFS

- Reconnaître ce qui caractérise un apprentissage et savoir faire la distinction entre l'apprentissage associatif et non associatif.
- Découvrir le conditionnement opérant et comprendre le rôle de l'échelle de renforcement sur le taux de réponses de l'animal.
- Reconnaître que l'apprentissage peut exister en tant que processus général ou spécialisé, et savoir que la modularité constitue une question importante de la cognition animale.
- Savoir que l'apprentissage peut être influencé par l'usage d'information sociale et connaître les différents mécanismes d'apprentissage social.

Au chapitre précédent, nous abordions quelques phénomènes d'apprentissage, tels que l'empreinte et l'acquisition du chant, qui se caractérisent par des périodes sensibles. Maintenant, nous traiterons d'apprentissage libéré de ces périodes. Cette division traditionnelle du sujet en deux chapitres distincts est un legs de l'ancien clivage entre l'éthologie et le bémorisme que nous évoquions au chapitre 1. Pour le behaviorisme, le fait que certains apprentissages étudiés par les éthologues soient contraints à des stimuli bien précis au cours de périodes sensibles, suffisait à les déclarer exceptionnels et donc sans intérêt pour eux. Ces mécanismes ne pouvaient les intéresser dans la mesure où ils exploraient ce qu'ils croyaient alors être une forme d'apprentissage universel, capable d'agir à tout moment au cours de la vie. Nous verrons comment, à mesure que les recherches progressent, le behaviorisme est confronté à la possibilité que l'apprentissage général ne soit peut-être que l'amalgame de spécialisations cognitives dont l'importance des contraintes varie d'un cas à l'autre.

4.1 QU'EST-CE QUE L'APPRENTISSAGE ?

Il est souvent assez facile de reconnaître un cas d'apprentissage. Par exemple, si vous vivez avec un chat, vous avez peut-être constaté que le moindre son de sa gamelle le fait accourir. Il a donc appris quelque chose à propos de ce tintement. Les aquariophiles auront sans doute remarqué aussi que leurs poissons se dirigent vers la surface dès qu'on approche de l'aquarium. Ces poissons auraient-ils appris les signes annonciateurs d'un repas ? Malgré la facilité à le reconnaître, l'apprentissage demeure étonnamment difficile à définir de manière tout à fait satisfaisante. Les définitions ont, en effet, le défaut d'être soit trop libérales, qualifiant d'apprentissage des phénomènes qui n'en sont pas, soit au contraire trop sévères, excluant ce qui pourtant semble en être. Étudions, par exemple, une définition libérale assez répandue :

Une définition trop libérale de l'apprentissage

L'apprentissage se caractérise par un changement dans l'état d'un individu, qui survient à la suite d'une expérience.

Cette définition illustre bien ce que nous décrivions pour le chat et les poissons. Le comportement du chat, en effet, s'est modifié à la suite d'expériences répétées de nourrissage, précédées du tintement de la gamelle. Cependant, elle admet aussi des phénomènes que nous ne considérerions pas comme de l'apprentissage. Si, notamment, vous vous exerciez pendant quelques semaines à soulever des haltères, vous acquerriez une capacité accrue à soulever des poids. Cette modification proviendrait de votre expérience avec les haltères mais il s'agirait alors de musculation et non d'apprentissage. De même, si vous jeûniez pendant 24 heures, votre comportement face à la nourriture en serait modifié, mais il s'agirait alors plutôt d'un changement de motivation que d'apprentissage. Pour éviter ce genre de confusion, il faut utiliser des définitions plus strictes. Par exemple :

Une définition plus stricte de l'apprentissage

L'apprentissage est la conséquence à la fois de l'exercice et de la conséquence répétée d'un geste.

Cette définition est conforme à plusieurs situations d'apprentissage, mais elle a le défaut de ne pas reconnaître les cas qui ne reposent ni sur l'émission d'une action ni sur sa répétition. Par exemple, pour apprendre à reconnaître que le son de sa gamelle annonce son repas, le chat n'a pas eu à émettre un quelconque comportement. Un enfant qui pose sa main sur le feu n'a pas non plus à répéter l'expérience pour apprendre que ce dernier brûle.

Dans ce contexte, il peut paraître futile, voire audacieux, de proposer une définition de l'apprentissage. Néanmoins, une telle démarche est nécessaire, ne serait-ce que pour tenter de circonscrire l'ensemble des phénomènes dont nous voulons traiter.

Une définition large aura le mérite de s'ouvrir à plusieurs formes d'apprentissage, mais il faudra se garder d'inclure les phénomènes de motivation.

Définition de l'apprentissage

L'apprentissage est le mécanisme responsable de la modification de l'état d'un individu qui peut se manifester par une modification de son comportement, suite à une expérience dont la mémoire est conservée dans le système nerveux.

Cette définition précise que le siège de l'expérience qui affecte le comportement doit être le système nerveux. Elle pourrait donc exiger que l'apprentissage soit étudié au niveau des neurones. Cela compliquerait les choses mais plusieurs avancées techniques nous permettraient de le faire. Un des pionniers de l'étude neuronale de l'apprentissage est Eric Kandel (né en 1929) de l'université Columbia. Ses travaux ont identifié l'apprentissage au niveau des synapses entre les neurones. On sait, grâce à ses découvertes récompensées en 2000 par la co-attribution d'un prix Nobel de physiologie ou de médecine, que l'apprentissage se manifeste par la consolidation des liens biochimiques entre les neurones et que la mémoire à long terme peut même induire des réponses génétiques précises dans les neurones impliqués. En principe, on pourrait donc définir et étudier l'apprentissage à partir de ses manifestations cellulaires et biochimiques. Reste néanmoins que son avatar comportemental demeure un révélateur moins encombrant à étudier. Nous allons donc continuer d'étudier l'apprentissage à partir d'une modification comportementale, sachant qu'il est nécessairement la manifestation d'un phénomène neurologique et biochimique.

Pour étudier l'apprentissage au niveau comportemental, il faut établir une méthode qui nous permette de le reconnaître. La procédure habituelle consiste à confronter deux groupes d'individus à une expérience différente. Ensuite, on observe tous ces individus dans une condition commune pour noter si des expériences antérieures différentes affectent leur comportement (figure 4.1A). C'est exactement la procédure utilisée, par exemple, au chapitre précédent pour démontrer l'empreinte filiale (figure 4.1B).

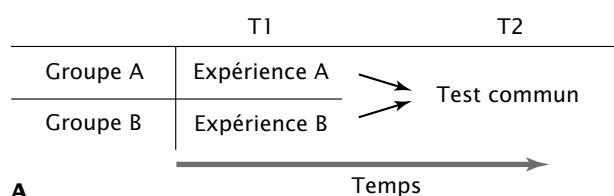


Figure 4.1 – Procédure habituelle pour démontrer l'apprentissage à un niveau comportemental.

En A : procédure générale où les individus des groupes A et B sont exposés à des expériences différentes au temps 1, avant d'être observés dans une condition commune au temps 2. Si les différences comportementales entre les individus au temps 2 correspondent aux différences d'expériences au temps 1, alors on peut conclure qu'il y a eu apprentissage.

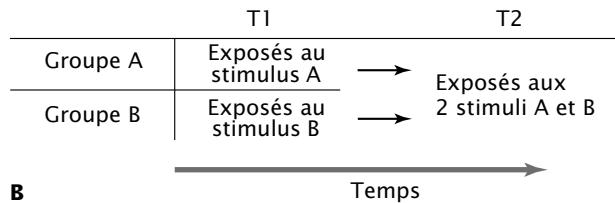


Figure 4.1 – Procédure habituelle pour démontrer l'apprentissage à un niveau comportemental. (suite)

En **B** : procédure appliquée au cas de l'empreinte filiale vu au chapitre 3.

4.2 L'APPRENTISSAGE ASSOCIATIF ET NON ASSOCIATIF

Plusieurs cas d'apprentissage correspondent à l'association entre deux événements, par exemple le tintement de la gamelle et la présence de nourriture. Pour étudier cet apprentissage, les chercheurs n'ont qu'à répéter l'association entre deux événements : une procédure d'apprentissage associatif. Mais ce ne sont pas toutes les formes d'apprentissage qui associent deux événements. Par exemple, pour induire l'empreinte, il suffit de placer un jeune devant un objet durant sa période sensible (chapitre 3). Le sujet forme alors un attachement envers cet objet mais il n'y a pas d'association entre deux événements. Le phénomène de l'apprentissage est habituellement abordé selon qu'il est associatif ou non.

a) Apprentissage non associatif

Les apprentissages non associatifs les plus étudiés sont l'**habituation** et la **sensibilisation**. L'habituation se manifeste lorsque la répétition à intervalle régulier du même stimulus provoque une réponse de plus en plus atténuée, pouvant aller jusqu'à sa disparition totale. Cette forme d'**apprentissage non associatif** a été le fondement des travaux de Kandel sur un invertébré marin, l'aplysie, un mollusque qui a l'avantage d'avoir des neurones faciles à étudier puisqu'ils sont à la fois assez gros et relativement peu nombreux.

L'habituation chez l'aplysie

L'aplysie possède un siphon sur sa surface ventrale (figure 4.2A). Lorsqu'on dirige un jet d'eau sur ce siphon, il se contracte complètement puis réapparaît après quelques secondes. Si on applique à nouveau le même stimulus au même endroit, on induit une nouvelle contraction, mais moins complète et de plus courte durée que la précédente. Dans une expérience typique comme illustrée à la figure 4.2B, la durée médiane de la contraction du siphon en fonction des stimulations répétées décroît pendant la phase d'acquisition, qui s'étale sur les quatre premiers jours. On cesse toute stimulation du jour 5 jusqu'au jour 12. Chaque jour pendant l'acquisition, les stimulations répétées provoquent des contractions de plus en plus brèves. Les réponses sont aussi de plus en plus atténuées. Au jour 5, les aplysies sont habituées, elles ne répondent que faiblement au premier stimulus du jour puis plus du tout aux suivantes. L'habituation persiste même après 12 jours

sans stimulation mais, au-delà, la rétention s'amenuise. Le patron des réponses d'un jour donné illustre l'habituation à court terme, celui entre les jours l'habituation à long terme.

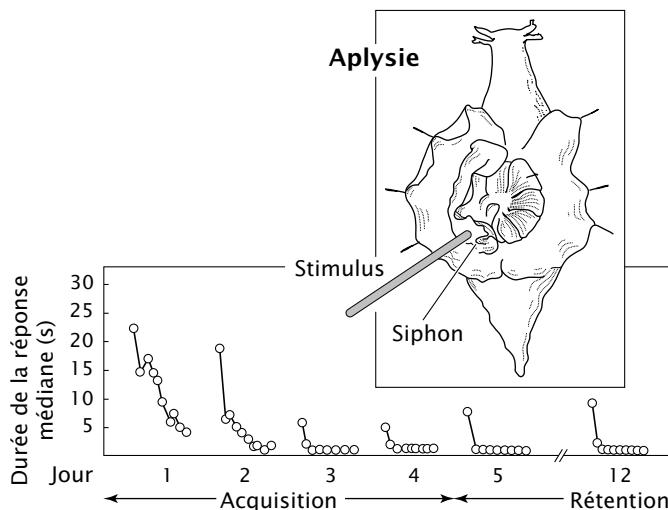


Figure 4.2 - Habituation de l'aplysie à la stimulation tactile de son siphon.

Redessiné d'après Carre, Pinsker et Kandel (1972) [1].

 Pour s'assurer qu'il s'agit vraiment d'apprentissage, il faut éliminer la possibilité que les muscles ou les nerfs sensoriels ou moteurs éprouvent simplement une fatigue qui les empêche de répondre.

Il est aisé d'éliminer l'hypothèse de la fatigue en modifiant le stimulus, soit en déplaçant sa cible légèrement, soit en le rendant un peu plus intense. Si l'animal répond à nouveau, c'est qu'il ne peut alors s'agir de fatigue, il aurait donc appris à ignorer le stimulus. De plus, on peut démontrer qu'il y a bel et bien une mémoire de l'événement auquel il s'est habitué. D'une part, si on répète des sessions d'habituation quotidiennement, on notera que l'habituation à long terme fait en sorte que l'habituation est à chaque fois plus rapide (figure 4.2). De plus, même après plusieurs jours sans stimulation, l'animal peut conserver une mémoire de l'événement, c'est-à-dire qu'il y aura aussi une habituation à long terme (figure 4.2).

L'habituation

La réduction d'une réponse involontaire acquise à la suite de la répétition du même stimulus. Cette réduction a lieu sur le court terme après une succession du même stimulus au cours d'un même jour. L'habituation a aussi cours à long terme, on répète une séquence de présentations du même stimulus de jour en jour.

La sensibilisation est en quelque sorte l'envers de l'habituation. Elle concerne principalement les stimuli légèrement aversifs. Pour Kandel, il s'agit d'une forme d'apprentissage de l'imminence d'un danger.

La sensibilisation chez le rat de laboratoire

Un rat sursautera si vous le surprenez avec une sonnerie stridente. Il sursautera encore plus si, quelques instants plus tard, vous faites retentir la même sonnerie. Cette amplification de la réaction initiale est ce que l'on entend par sensibilisation. La première exposition à la sonnerie l'aura sensibilisé aux suivantes. La figure 4.3 illustre les résultats d'une procédure de sensibilisation. En abscisse, l'amplitude relative de la réaction d'un sujet par rapport à celle d'un témoin. L'amplitude des deuxième et troisième réponses est plus importante que celle de la première. Il s'agit alors de sensibilisation. Les réponses subséquentes sont de plus faible intensité, ce qui représente l'effet de l'habituation. Le pointillé montre qu'en modifiant le stimulus, par exemple, dans ce cas-ci, en le faisant précéder d'un signal lumineux, on rétablit la réaction initiale. Cela démontre donc que l'atténuation ne résulte pas d'une fatigue musculaire ou neuronale mais bien d'un apprentissage spécifique au stimulus qui a été présenté de manière répétée (figure 4.3). Évidemment, il finira par s'habituer à la longue et la réponse globale sera donc le résultat net des effets opposés de l'habituation et de la sensibilisation.

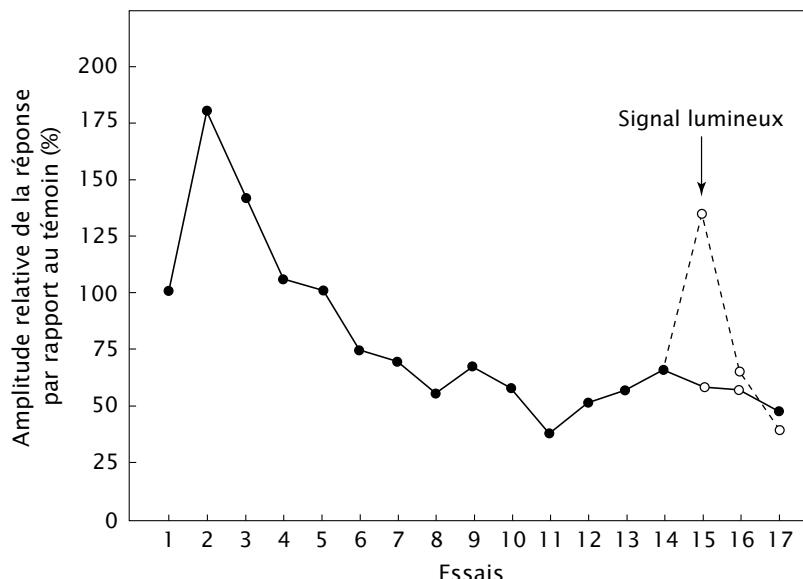


Figure 4.3 – Sensibilisation du rat surmulot à l'audition répétée d'une tonalité intense et soudaine

Modifiée de Groves et Thompson (1970) [2].

La sensibilisation

L'accroissement de l'intensité d'une réponse involontaire à la présentation subséquente du même stimulus légèrement aversif.

b) Apprentissage associatif

Le conditionnement classique

Certains stimuli du milieu provoquent tout à fait spontanément une réponse involontaire. Par exemple, la nourriture entraîne la salivation, un bruit soudain provoque un soubresaut et un jet d'air dirigé sur l'œil déclenche un clignement de paupière. Ces réponses automatiques ne sont ni apprises ni volontaires. Toutefois, il est possible d'induire ces comportements involontaires en réponse à des stimuli qui, au départ, sont totalement neutres et ne déclenchent aucune de ces réactions. C'est ce qu'a découvert le physiologiste russe Ivan Pavlov dont nous parlions au chapitre 1. Pavlov étudiait la salivation et donnait de la farine animale à ses chiens afin de les faire saliver. Il découvre que si le tintement d'une clochette précède systématiquement l'arrivée de la nourriture, les chiens viennent à saliver spontanément dès le tintement, avant même l'arrivée de la nourriture. À la longue, ils pouvaient même se passer entièrement de nourriture et le tintement seul suffisait alors à induire la salivation.

Le chien aurait donc établi une association entre le tintement de la clochette et la présence de la nourriture. On appelle cette forme d'apprentissage associatif le **conditionnement classique** (aussi appelé Pavlovien ou de Type I). Avec les présentations répétées du tintement et de la nourriture, le son perd graduellement de sa neutralité et acquiert la capacité d'agir au même titre que la nourriture. On appelle alors le tintement un stimulus conditionné (SC), ou, selon certains, conditionnel, puisque son effet doit avoir été conditionné par la présentation répétée de l'association. La réponse, la salivation de l'animal, est une réponse inconditionnée (RI) puisqu'elle est spontanée et donc inconditionnée en présence de nourriture, le stimulus inconditionné (SI). Mais, lorsque cette réponse se fait en présence du SC, on dira d'elle qu'elle est une réponse conditionnée (RC) puisqu'il a fallu conditionner l'animal pour qu'il se comporte ainsi (figure 4.4).

Le conditionnement classique

Il se caractérise par l'association d'un stimulus neutre à un stimulus inconditionné qui déclenche une réponse inconditionnée.

Il existe une grande variété de réponses involontaires qui peuvent être conditionnées de la sorte. Un jet d'air (SI) dirigé sur l'œil d'un lapin déclenchera automatiquement un clignement de paupière : le réflexe de la membrane nictitante (RI). Si on fait précéder de manière répétée le jet d'air (SI) d'un stimulus neutre qui, au départ, n'induit pas ce réflexe, une lumière bleue par exemple, le lapin clignera éventuellement en présence du signal lumineux bleu. Il aura alors émis une RC en présence d'un SC. Le conditionnement classique peut se faire aussi avec des réponses émotives tout aussi involontaires.

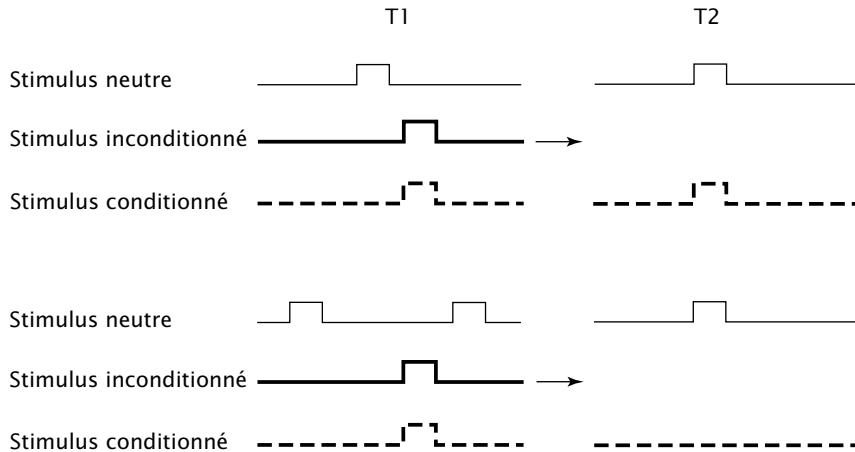


Figure 4.4 – Schéma d'une procédure de conditionnement classique.

Les lignes pleines indiquent le moment où les stimuli sont présentés et les pointillés le moment où l'animal répond. En haut, le groupe expérimental est soumis à des présentations répétées du stimulus neutre, suivi immédiatement du stimulus inconditionné. On remarque que la réponse de l'animal coïncide avec la présentation du stimulus inconditionné. En bas, le groupe contrôle subit la même procédure mais la présentation du stimulus neutre est aléatoire et sans rapport temporel avec le stimulus inconditionné. Encore une fois, l'animal ne répond qu'à la présentation du stimulus inconditionné. Puis, après un grand nombre de répétitions de chacune de ces conditions et suivant le schéma établi à la figure 4.1, on place les individus des deux groupes dans une condition commune : la présentation seule du stimulus neutre. On note alors que les sujets du groupe expérimental émettent une réponse conditionnée à la présentation du stimulus neutre. Ceux du groupe témoin ne répondent pas. Les individus du groupe expérimental ont donc été conditionnés.

Le conditionnement opérant

On peut aussi apprendre à associer un acte volontaire à une sanction. Le psychologue expérimental Edward Lee Thorndike (1874-1949), de l'université Columbia, note qu'on peut accroître ou au contraire réduire les répétitions d'un comportement selon qu'on le fait suivre d'une récompense ou d'une sanction, ce qu'il dénomme la **loi de l'effet**.

Loi de l'effet

La probabilité d'émission d'un comportement augmente lorsqu'il est suivi d'une récompense plaisante. Inversement, il sera plus probablement abandonné lorsqu'il est suivi d'une conséquence déplaisante.

Le psychologue expérimental Burrhus Skinner, de l'université Harvard (chapitre 1), pousse plus loin ces travaux et crée un appareil, la boîte opérante, également appelée boîte de Skinner (figure 4.5) qui lui permet de formaliser une procédure étalon pour l'étude du **conditionnement opérant** (aussi appelé skinnérien, instrumental ou de type II).

Le conditionnement opérant

L'association d'un acte volontaire avec sa conséquence, selon qu'elle est plaisante ou non.

Une procédure de conditionnement opérant consiste à associer un acte volontaire, un opérant, à une récompense ou à une punition. Par exemple, un pigeon affamé pourra associer de manière positive des coups de bec appliqués à un disque lumineux à l'obtention de grains de moulée, mais plusieurs autres stimuli peuvent servir de renforcement. On peut par exemple faire usage d'eau pour récompenser un animal assoiffé. Pour étudier ce type de conditionnement, il est maintenant usuel de placer le sujet dans une boîte opérante.

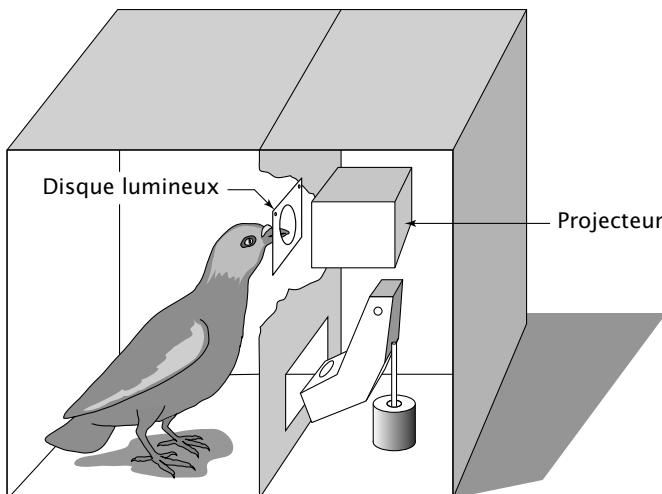


Figure 4.5 – Schéma d'une boîte opérante avec un pigeon.

Cet appareil, conçu par Skinner, permet de comptabiliser les coups de bec (l'opérant) appliqués à une cible, ici un disque lumineux, en fonction des conséquences de cette réponse. La cible est reliée à un ordinateur qui compte le nombre et la fréquence des réponses ainsi que l'intervalle écoulé depuis la dernière récompense et détermine, à partir de l'échelle de renforcement prévue, si la mangeoire devient ou non disponible à l'animal pour une brève période de temps. Redessiné à partir de Delius (1983) [3].

Même si la boîte opérante réduit à dessein le nombre de comportements utiles qu'un animal peut émettre, il peut arriver que certains sujets doivent être encouragés à émettre l'opérant approprié. Dans ce cas, l'expérimentateur pourra faire usage d'une procédure de **façonnage** qui consiste à renforcer des approximations de plus en plus satisfaisantes de l'opérant. Une fois que l'animal émet l'opérant voulu régulièrement, l'expérimentateur peut alors étudier la relation entre le taux de réponses du sujet et le renforcement fourni selon différentes **échelles de renforcement** (encart 4.1).

Échelle de renforcement

Elle définit la contingence entre le nombre de réponses de l'animal et/ou de l'intervalle de temps écoulé et l'obtention soit de la récompense ou de la punition.



ENCART 4.1

Les échelles de renforcement

Les échelles Ratio

Ratio fixe : la récompense est délivrée après un nombre fixe (n) de réponses : une échelle RF_n.

Ratio variable : le nombre de récompenses nécessaires pour l'obtention d'une récompense varie de manière aléatoire autour d'une moyenne n : une échelle RV_n.

Les échelles Intervalles

Intervalle fixe : la récompense est délivrée à la première réponse qui est émise après qu'il s'est écoulé un intervalle de n secondes depuis la dernière récompense : une échelle IF_n.

Intervalle variable : la récompense est délivrée à la première réponse qui est émise après qu'il s'est écoulé un intervalle variable d'une durée moyenne de n secondes depuis la dernière récompense : une échelle IV_n.

La boîte opérante permet d'étudier de manière objective, automatisée et systématique, comment l'échelle de renforcement contrôle le comportement. Nous savons, par exemple, que l'**acquisition** de la réponse est plus rapide lorsque chacune des réponses est récompensée (RF1). Par contre, la réponse s'éteint plus rapidement dès que les réponses ne sont plus suivies de renforcement, ce que l'on appelle l'**extinction**, où l'animal doit apprendre une nouvelle association, celle entre l'opérant et l'absence de récompense. Cette extinction se fait plus lentement lorsque l'association a été acquise avec une échelle variable.

c) Règles générales du conditionnement : contiguïté et ordre

De toutes les caractéristiques générales du conditionnement, il y en a deux qui paraissent particulièrement importantes : ce sont la contiguïté temporelle entre les événements qui seront associés et l'ordre dans lequel ils sont présentés. Par exemple, pour conditionner le réflexe de la membrane nictitante d'un lapin au timbre d'une clochette, il faut que le tintement soit temporellement contigu au jet d'air. Si l'intervalle entre le tintement et le jet d'air s'étire sur plusieurs secondes, la procédure de conditionnement sera inefficace. Le conditionnement se fait moins bien aussi si l'intervalle entre le SI et le SC est trop court. L'intervalle optimal dans ce cas particulier est de 200 m/sec (figure 4.6).

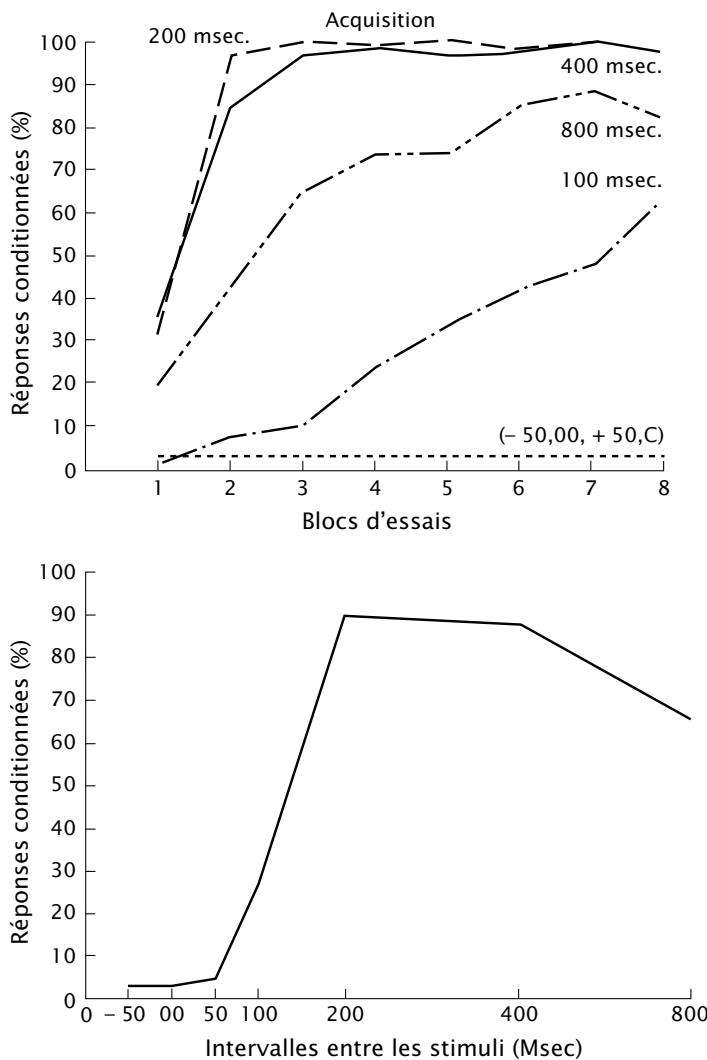


Figure 4.6 - Effet de la contiguïté entre le SI et le SC dans le conditionnement du réflexe de la membrane nictitante du lapin.

La procédure associe le jet d'air dirigé sur la paupière (SI) à une sonnerie (SC). Le graphique du haut illustre le comportement pendant la phase d'acquisition de l'association SI-SC. Sur l'abscisse, chacun des blocs d'essais représente 80 associations entre le SC et le SI et 21 présentations du SC seul. On rapporte la proportion de réponses conditionnées à ces présentations sur l'ordonnée. Chaque courbe d'acquisition représente les résultats pour différents intervalles entre le SC et le SI. L'acquisition la plus rapide du CR est pour un intervalle de 200 m/s et il n'y a aucune acquisition pour des intervalles négatifs de -50 m/s (le timbre suit le jet d'air), de 0 ou de 50 m/s. Le graphique du bas montre la performance terminale en termes de RC des sujets qui ont été soumis à différents intervalles durant la phase d'acquisition. Modifié de Flaherty (1985) [4].

En plus de cette contiguïté temporelle, les stimuli doivent être présentés selon un ordre précis afin que le stimulus initialement neutre puisse en quelque sorte prédire l'arrivée du stimulus inconditionné. Dans le cas du réflexe de la membrane nictitante, il faut que la sonnerie (SC) précède le jet d'air (SI). On aurait beau répéter l'exposition au jet d'air suivie de la sonnerie des centaines de fois, la sonnerie ne deviendrait alors jamais un SC et ne produirait donc jamais une RC (voir figure 4.6).

4.3 LA TABLE N'EST PAS AUSSI RASE QUE LE CROIT LE BEHAVIORISME

Les behavioristes développent des techniques très puissantes qui leur permettent de modifier et de contrôler le comportement animal. Ils supposent que le cerveau est une table rase sur laquelle on peut conditionner toutes les associations imaginables. Plusieurs des résultats qu'ils obtiennent vont dans ce sens. Néanmoins, à mesure que la recherche progresse, quelques inquiétudes commencent à apparaître et il devient de plus en plus évident que les animaux ne sont pas capables d'apprendre toutes les associations que nous leur présentons. Les associations qui s'apprennent ne sont pas aussi arbitraires que ne le proclamaient les behavioristes.

a) Une exception de taille : l'apprentissage des aversions alimentaires

Les animaux qui comme le rat surmulot ont des habitudes alimentaires généralistes et opportunistes sont souvent confrontés à de nouveaux aliments susceptibles de les rendre malades, voire de les empoisonner mortellement. En conséquence, l'évolution les a pourvus d'un certain nombre de caractéristiques, dont la **néophobie** alimentaire, qui les protège contre les méfaits de ces substances dangereuses. Cette néophobie se manifeste par une consommation parcimonieuse d'un nouvel aliment, ce qui permet d'en tester l'innocuité. Lorsque la consommation est sans conséquence, la néophobie décroît et le rat peut alors consommer des quantités plus conséquentes du nouvel aliment. S'il est malade, par contre, il développera une aversion et n'y touchera plus. Cet apprentissage de l'aversion alimentaire pose cependant un problème important car il viole la règle de la contiguïté temporelle entre les deux événements à associer, c'est-à-dire le goût de l'aliment ressenti lors de sa consommation initiale et le malaise qu'il provoquera beaucoup plus tard. Comment le rat arrive-t-il alors par conditionnement à apprendre à éviter les aliments toxiques ?

Le psychologue expérimental John Garcia (né en 1917) étudiait pour le compte de l'armée des États-Unis les effets de la radiation sur la santé, lorsqu'il observa que la radiation rend les rats de laboratoire nauséaux. Fait étonnant, suite à ces nausées, les rats refusaient systématiquement de boire l'eau de leurs nouveaux abreuvoirs en plastique. Garcia raisonna que le plastique devait avoir donné un goût particulier à l'eau et que les rats avaient associé la nausée induite par la radiation avec le goût particulier de l'eau de leurs abreuvoirs en plastique. Il entreprit alors des expériences plus systématiques pour tester son hypothèse en utilisant cette fois une eau dont le

goût était habituellement prisé : de l'eau sucrée à la saccharine. Les rats qui habituellement raffolent de cette boisson cessèrent complètement d'en boire à la suite d'une exposition aux radiations. Garcia et ses étudiants ont pu induire cette aversion à l'eau au goût sucré pour des intervalles entre la consommation et l'effet nauséux pouvant aller jusqu'à 6 heures, quelquefois plus (figure 4.7). L'association se fait très aisément, un seul épisode nauséux suffit à la créer. On appelle ce conditionnement de l'aversion alimentaire l'**effet Garcia**.

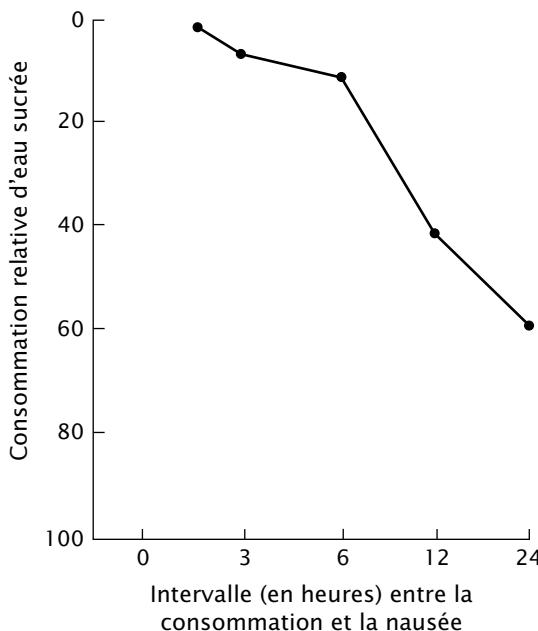


Figure 4.7 – Effet Garcia chez le rat surmulot.

En ordonnée, la consommation relative d'eau sucrée à la saccharine exprimée en pourcentage de la consommation d'individus témoins chez qui on n'induit pas la nausée. Sur l'abscisse, l'intervalle, en heures, entre la consommation initiale et l'induction de la nausée. On remarque que même après un intervalle de 24 heures les individus conditionnés ne consomment que 60 % de l'eau à la saccharine que consomment les témoins. Modifiée de Flaherty (1983)⁴

Les travaux subséquents de Garcia et ses collègues démontrent que l'effet Garcia est réservé seulement aux associations entre la nausée et le goût. Par exemple, un rat peut être conditionné à éviter une eau lumineuse (une bouteille dont l'eau est illuminée par une lampe de couleur) ou une eau sonore (une bouteille d'eau qui est placée près d'une source sonore) lorsqu'elles sont associées à une conséquence aversive comme un choc électrique. Le rat, par contre, est totalement incapable d'apprendre à les éviter lorsqu'elles sont suivies d'un état nauséux. Dans le cas de l'apprentissage d'une aversion alimentaire, c'est le goût de l'aliment qui peut être associé à la nausée et aucune autre caractéristique. Cette forme de conditionnement pose un défi intéressant dans le contexte de l'opposition entre les contraintes biologiques de

l'apprentissage et la table rase. Par certains aspects, l'apprentissage de l'aversion alimentaire ressemble plus à des cas de figures comme l'empreinte, où la biologie constraint ce qu'un individu peut apprendre. Cependant, l'absence de période sensible et la capacité d'apprendre puis de désapprendre l'aversion tout au long de la vie ressemblent davantage aux cas de conditionnement associatifs. La théorie de la table rase n'est donc pas au bout de ses peines.

b) Les limites au conditionnement opérant

Le conditionnement opérant est une technique puissante pour enseigner des réponses aux animaux. Il suffit d'assister à un spectacle de cirque pour s'en convaincre. Néanmoins, l'effet Garcia montre qu'un animal n'est pas prédisposé à faire toutes les associations possibles et que, dans certains cas, il est même prédisposé à faire des entorses au principe de la contiguïté temporelle. Sara Shettleworth, psychologue à l'université de Toronto, fut une pionnière de l'étude de ces contraintes de l'apprentissage opérant. Elle démontre que l'on peut conditionner un hamster à se lever sur ses pattes arrière et gratter la paroi de sa cage, en associant ce comportement à une récompense alimentaire. Par contre, il est tout à fait impossible de le conditionner à modifier son comportement de toilettage avec des récompenses alimentaires. Shettleworth conclut qu'il existe des contraintes biologiques au conditionnement, toutes les associations ne sont pas possibles. Ces résultats firent grand bruit à l'époque car ils démontraient que la théorie de la table rase avait un sérieux besoin de révision. Ces contraintes, si elles existent, seraient donc le fait de l'évolution qui aurait doté l'animal de modules d'apprentissage spéciaux, ajustés aux besoins créés par leur niche écologique. On vient à se demander si l'apprentissage existe en tant que processus général ou s'il n'est que la somme de différents modules, chacun spécialisé à une tâche particulière. Ce débat se poursuit encore.

4.4 LA COGNITION ANIMALE

La cognition est la capacité de faire usage d'information, de garder cette information en mémoire, de la manipuler et de s'en servir pour ajuster son comportement. L'apprentissage fait donc partie de l'étude de la cognition dans la mesure où il détermine comment les contingences entre les événements viennent à contrôler le comportement de l'animal. Une des questions importantes de la cognition animale porte sur la modularité : la cognition est-elle faite d'une capacité générale d'apprentissage qui s'adapte aux conditions écologiques de l'animal ou bien est-elle le fait d'une série de modules, chacun spécialisé à accomplir une tâche particulière, comme l'empreinte filiale, l'aversion alimentaire, le chant, la parole, etc. ? L'étude des capacités de la mémoire spatiale de certaines espèces d'oiseaux permet très bien d'illustrer ces questions de spécialisation de la cognition animale.

Remarque

Le mot « cognition » sert aussi à désigner l'étude de phénomènes mentaux, tels la conscience de soi, la capacité de se projeter dans l'avenir, de planifier, de compter, de

décevoir ou d'élaborer des plans stratégiques. Il existe plusieurs chercheurs qui travaillent dans ce vaste domaine de la cognition animale. Pour l'heure, nous nous limiterons dans cet ouvrage à ne traiter que des cas de cognition qui se rapportent à l'apprentissage.

a) L'apprentissage spatial

Steven Vander Wall décrit de manière systématique les habitudes qu'ont les membres de plusieurs espèces animales, dont certaines espèces d'oiseaux, de cacher leur nourriture pour revenir plus tard la consommer. Il rapporte que quelques espèces de deux groupes taxonomiques aviens, les Paridés et les Corvidés, cachent leur nourriture. La mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) du groupe des Paridés cache quotidiennement pendant l'hiver des centaines de graines éparpillées ici et là. Elle retourne à ses cachettes avant le soir, les exploite rapidement, accumulant ainsi suffisamment de réserves pour passer les froides nuits hivernales. Le casse-noix d'Amérique (*Nucifraga columbiana*), du groupe des Corvidés, enfouit quant à lui des milliers de noix regroupées dans des centaines de cachettes au courant de l'été. Il en fera ensuite usage pendant l'hiver alors que les noix auront disparu des arbres. Puisque les oiseaux ont souvent un sens olfactif sous-développé, on soupçonne dès le début qu'ils sont dotés d'une capacité de mémoire spatiale particulièrement performante pour arriver à retrouver leurs nombreuses cachettes. Cette hypothèse sera le fer de lance d'un programme de recherche captivant : les oiseaux de ces espèces sont-ils dotés d'une spécialisation cognitive liée à leur habitude de cacher la nourriture ?

Il y a deux façons d'entrevoir la notion de **spécialisation cognitive**. Dans un cas, la capacité cognitive est spécialisée à l'usage particulier pour lequel elle aurait évolué : ce serait alors un module, notion avancée au départ par le philosophe Jerry A. Fodor, de l'université Rutgers, et ne serait pas accessible pour accomplir d'autres tâches. On dit alors qu'il s'agit d'une spécialisation modulaire.

Spécialisation modulaire

Une spécialisation modulaire fait appel à un module cognitif spécialisé pour accomplir une tâche dans un contexte précis, par exemple un module de mémoire spatial qui ne sert qu'à retrouver la nourriture que l'animal a cachée et aucune autre tâche spatiale.

L'autre façon de concevoir une spécialisation cognitive ne fait pas appel à la modularité et se fonde principalement sur la capacité générale de l'animal à traiter l'information. Dans ce cas, par exemple, un accroissement de la capacité de la mémoire spatiale serait disponible à l'exécution de n'importe quelle tâche qui a une composante spatiale. Il s'agirait alors d'une spécialisation cognitive générale.

Spécialisation cognitive générale

Un accroissement d'une dimension de la capacité cognitive d'un animal, par exemple sa mémoire spatiale, qui se répercute sur sa capacité générale à résoudre des problèmes spatiaux quel qu'en soit le contexte.

Distinguer les spécialisations

On ne prépare pas le même type d'expérience pour tester les hypothèses de la spécialisation modulaire et de la spécialisation générale. On peut établir qu'une spécialisation modulaire existe en comparant les membres de la même espèce confrontés à une tâche spatiale dans le contexte spécialisé et non spécialisé. Par exemple, la capacité d'une mésange à retrouver dans l'espace la nourriture qu'elle a cachée par rapport à de la nourriture qu'elle aurait vue mais qu'elle n'aurait pas cachée.

On peut établir une spécialisation cognitive générale en comparant les performances de membres d'espèces différentes occupant des niches écologiques qui les distinguent. Par exemple, comparer les capacités de mémoires spatiales d'animaux qui cachent de la nourriture à des individus d'espèces qui ne cachent pas la nourriture. Dans ce cas, l'espèce aurait une spécialisation cognitive générale découlant de son écologie propre, qui ne serait pas partagée avec les autres espèces, même proche parente, mais dont l'écologie ne les porterait pas à cacher leur nourriture.

Ces questions ont été abordées pour les Corvidés par l'équipe d'Alan Kamil et Russel Balda, et pour les Paridés par John Krebs, Sara Shettleworth et David Sherry. Pour les deux groupes d'oiseaux, le débat entre la spécialisation modulaire et la spécialisation généraliste demeure polarisé, bien que les résultats obtenus penchent plus vers les processus de spécialisation générale que modulaire. On sait, par exemple, que les Corvidés et les Paridés peuvent utiliser leur fantastique capacité de mémoire spatiale, même lorsqu'il ne s'agit pas de nourriture qu'ils ont cachée.

Comment distinguer les deux types de spécialisations cognitives ?

Pour distinguer ces formes de spécialisations, John Krebs et son équipe placent un oiseau cacheur dans une grande volière contenant un grand nombre de branches d'arbres, munies de centaines de perchoirs, chacun adjacent à un petit trou percé dans la branche et qui fournit un site propice à cacher la nourriture. Ils développent ce qu'ils appellent la procédure de « lèche-vitrine ». Ils placent de la nourriture dans quelques sites parmi les centaines de cachettes disponibles dans la volière. Ensuite une mésange y est relâchée et laissée libre d'explorer à sa guise ces sites. La nourriture qu'elle découvre alors ne peut être mangée car elle est protégée par une paroi transparente (d'où la procédure de « lèche-vitrine »). Après que l'animal a pu observer tous ces sites contenant de la nourriture, on le retire. Après des délais variables, on le replace dans la même volière mais on a pris soin de retirer toute la nourriture qu'elle contenait afin d'éliminer tout stimulus olfactif. Et on observe ses déplacements dans les branches de la volière. Sachant le nombre total de sites disponibles, il est possible de calculer la probabilité qu'il visite un site ayant contenu une graine pendant la session de lèche-vitrine s'il se déplace au hasard. À coup sûr, il se dirige de préférence vers les endroits parmi les centaines de disponibles où il a pu voir de la nourriture pendant la phase lèche-vitrine. L'animal a donc mémorisé ces endroits et ce, même s'il n'y avait pas caché lui-même de la nourriture. Cette capacité de faire usage de sa fantastique mémoire spatiale pour une tâche autre que de cacher de la nourriture laisse croire qu'il pourrait s'agir d'un accroissement généralisé de la capacité de la mémoire spatiale et pas seulement de l'action d'un module spécialisé. L'équipe de Kamil et Balda trouvent des résultats équivalents chez les corvidés.

Cette capacité des oiseaux à se souvenir d'emplacements bien précis nous semble prodigieuse mais pour qu'il s'agisse d'une spécialisation cognitive, il faudrait qu'elle soit spécifique aux oiseaux cacheurs. Il est possible, par exemple, que tous les Paridés ou tous les corvidés, qu'ils appartiennent à des espèces qui cachent ou non, aient une mémoire spatiale prodigieuse. Pour être certain qu'il s'agit d'une spécialisation cognitive générale, il faut comparer la mémoire spatiale d'animaux provenant d'espèces qui cachent à celle d'espèces qui ne cachent pas. Forcément, il faut une tâche qui n'implique pas de cacher de la nourriture puisqu'elle concerne des espèces qui ne cachent pas. Pour les mésanges, on utilise encore une fois une procédure de lèche-vitrine qui permet de comparer la capacité à se remémorer l'emplacement de la nourriture de deux espèces sœurs : la mésange noire (*Parus ater*), qui cache naturellement sa nourriture, et la mésange charbonnière (*Parus major*), qui n'a pas cette habitude. La mésange noire semble posséder une capacité spatiale supérieure à celle de la mésange charbonnière dans les tests de lèche-vitrine. La différence, néanmoins, paraît relativement faible, compte tenu des performances prodigieuses de la mésange noire lorsqu'elle cache sa nourriture en nature. Chez les corvidés on en arrive à la même conclusion : les espèces qui cachent ont des résultats supérieurs à celles qui ne cachent pas dans les tests de mémoire spatiale mais les différences sont relativement faibles compte tenu des capacités exceptionnelles qu'elles peuvent démontrer dans leurs activités naturelles. Cette distinction entre les capacités dans des tâches naturelles et celles révélées par les expériences de laboratoire peut tenir de différences importantes entre les conditions artificielles dans lesquelles les animaux sont tenus de réaliser des tâches expérimentales. Quoi qu'il en soit, la capacité spatiale semble tenir d'une spécialisation de la capacité cognitive spatiale générale chez les espèces qui cachent plutôt que l'évolution de modules spécialisés.

b) L'apprentissage de l'image de recherche

L'écologiste et ornithologue Luuk Tinbergen (1916-1955), frère cadet de Niko, observe que les mésanges qu'il étudie rapportent très peu de chenilles vertes à leurs oisillons au début de l'été, avant qu'elles ne deviennent soudainement très prépondérantes dans leur régime alimentaire. Ce changement, note-t-il, ne peut s'expliquer par un accroissement soudain de l'abondance de ces chenilles et il se demande pourquoi elles ne sont pas simplement récoltées proportionnellement à leur densité dans l'habitat. Il propose alors l'hypothèse selon laquelle cet accroissement soudain de chenilles vertes difficiles à détecter visuellement contre un feuillage vert provient de la formation d'une **image de recherche**.

Image de recherche

La représentation cognitive d'une proie cryptique acquise à la suite de quelques détections consécutives de cette proie et qui accroît de manière conséquente l'efficacité du prédateur à la détecter. Cette image est spécifique à cette proie et à aucune autre.

L'image de recherche au laboratoire

Alan Kamil et Alexandra Pietriwicz [5] ont développé une technique spectaculaire pour étudier systématiquement la formation d'images de recherche en faisant usage d'une boîte opérante. Ils projettent des images d'écorce d'arbre, certaines contenant un papillon *Catocala*, un papillon difficile à discerner lorsqu'il repose sur certaines écorces. Ils font varier le contraste entre le papillon et le substrat pour le rendre plus ou moins cryptique, en faisant varier son orientation et le type d'écorce sur lequel il est placé. Ils introduisent des geais bleus (*Cyanocitta cristata*) dans le dispositif et les conditionnent à picorer l'image seulement lorsqu'ils croient avoir détecté un papillon. S'ils répondent correctement, ils sont récompensés, sinon ils sont punis et doivent subir un délai dans l'obscurité avant la prochaine image. Ils montrent qu'après seulement quelques rencontres successives avec un papillon cryptique, l'habileté du geai à le détecter augmente très rapidement, ce qui reflète la création d'une image de recherche. Cette image de recherche, cependant, ne s'acquiert que pour une seule proie à la fois car la détection des geais ne s'améliore pas lorsqu'on leur présente des séquences de deux proies différentes.

Cette idée que l'image de recherche est une représentation cognitive de la proie demeure assez floue et controversée. On se demande toujours aujourd'hui ce que l'animal apprend exactement. Apprend-il à chercher plus lentement lorsqu'il est confronté à des proies cryptiques ? Apprend-il plutôt à être plus attentif ? Selon les travaux de Shettleworth et de Pam Reid, il semble que les pigeons ne cherchent pas plus lentement lorsqu'ils sont confrontés à des graines cryptiques. Ils semblent plutôt acquérir la capacité à reconnaître une caractéristique précise de la proie et concentrent leur recherche sur la détection de ce caractère. Si elles ont raison, l'image de recherche ne serait alors pas nécessairement spécifique à un seul type de proie mais plutôt à toutes les proies qui partageraient ce caractère.

c) L'apprentissage social

La vie sociale se caractérise par la présence de compagnons qui, par leurs actions, fournissent, souvent par inadvertance, des indices qui peuvent informer ceux qui les observent. Cette information extraite des activités de compagnons est dénommée **information sociale** et nous en reparlerons dans le contexte de la communication au chapitre 9. Pour l'instant, nous évaluerons comment l'usage de ces indices peut influencer l'apprentissage. Il est souvent rapporté que l'apprentissage social est caractérisé par des phénomènes de contagion comportementale et de traditions. L'existence de contagion ou de traditions est souvent une indication d'apprentissage social mais ne dit rien des mécanismes qui peuvent l'avoir causé. L'étude de l'apprentissage social porte sur les mécanismes susceptibles de donner lieu à des phénomènes de contagion, voire de traditions. Il existe au moins quatre mécanismes capables de donner lieu à des contagions. Nous les aborderons à tour de rôle.

Les mécanismes de contagion comportementale

- L'accentuation de l'objet
- L'accentuation locale
- La facilitation sociale
- L'imitation

L'accentuation de l'objet

Il arrive qu'un individu manipulant un objet le rende plus saillant ou intéressant pour les autres. Par exemple, suite à l'observation de congénères s'alimentant dans un plat d'une couleur donnée, les poules du coq bankiva (*Gallus gallus spadiceus*) démontrent une préférence pour les plats de cette couleur et ce, où qu'ils se trouvent et jusqu'à 48 heures après l'observation. On donne le nom d'accentuation de l'objet à ce type de phénomène social.

L'observation d'un congénère en train de s'alimenter à un endroit précis peut rendre ce coin plus intéressant aux autres qui l'observent et qui viennent alors l'explorer. Dans ce cas, il s'agit d'accentuation locale parce que c'est un endroit précis et non un objet qui est rendu saillant par l'activité d'un individu.

Exemple d'accentuation de l'objet

Un des cas d'accentuation de l'objet le mieux documenté se rapporte à l'inhibition de la néophobie alimentaire du rat surmulot suite à l'exposition à un congénère qui en a déjà consommé. C'est le psychologue expérimental Bennet Galef, de l'université McMaster au Canada, qui a démontré le premier cet effet social. La figure 4.8 (page suivante) présente de manière schématique le déroulement typique d'une de ses expériences d'accentuation de l'objet. Les résultats de cette étude laissent peu de place à l'interprétation : l'observateur, confronté à deux nouveaux parfums de nourriture, préfère celui que son compagnon a préalablement consommé.

Galef et son équipe ont depuis exploré plus en détail cet effet social. On sait, par exemple, que la néophobie de l'observateur est réduite grâce à l'odeur de la bouche du démonstrateur, qui lui permet d'apprendre l'acceptabilité de cette nouvelle nourriture. L'accentuation de l'objet, dans ce cas précis, est déclenchée par le bisulfure de carbone, une molécule qui caractérise l'haleine du rat. Tant que cette molécule est présente, mêlée au parfum de la nourriture, le rat en consomme et ce même si le démonstrateur est malade, totalement inconscient ou même en convulsion ! Cet effet social est si puissant qu'il peut même renverser une aversion acquise par l'effet Garcia, effet social qui a aussi été rapporté chez la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*).

Ces précédents exemples montrent que l'accentuation de l'objet mène à l'accroissement de la préférence vers un objet qui est la cible de l'attention des compagnons. Cependant, l'accentuation de l'objet peut aussi mener à des aversions comme l'a démontré Eberhard Curio pour l'apprentissage de la reconnaissance d'un objet dangereux chez le merle noir (*Turdus merula*). Plusieurs espèces de petits oiseaux comme le merle émettent des cris d'alarme lorsqu'ils détectent la présence d'un prédateur potentiel. Ces cris incitent les voisins à venir **houspiller**, un comportement qui menace l'intrus et souvent le fait fuir. Tirant profit de cette contagion sociale de l'alarme, Curio et ses collègues ont mis au point un dispositif qui leur permet de savoir si l'apprentissage de la reconnaissance des objets dangereux peut être influencé par ce comportement « houspilleur » des autres (figure 4.9).

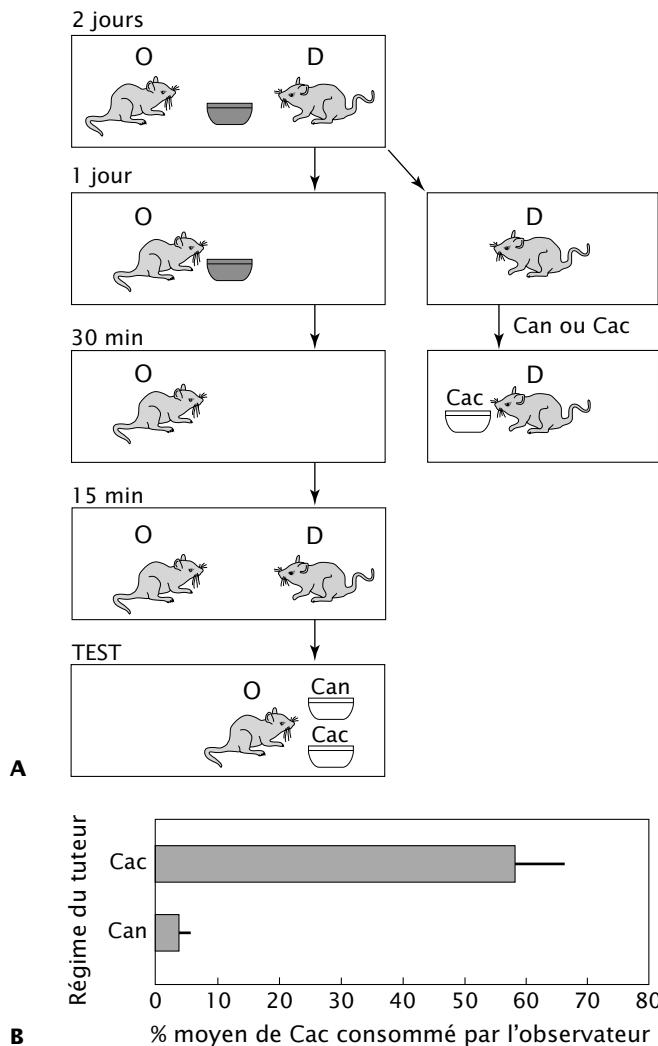


Figure 4.8 – Protocole typique d'une expérience sur l'accentuation de l'objet effectuée par Galef chez le rat surmulot.

En **A** : Deux individus sont placés ensemble pendant deux jours et partagent la nourriture habituelle. Ils sont ensuite séparés. Celui qui sert de démonstrateur (D) est privé de nourriture alors que l'observateur (O) a accès à sa nourriture habituelle. 24 heures plus tard, le démonstrateur est placé pendant 30 minutes en présence de nourriture traitée soit à la cannelle (CAN), soit au cacao (CAC). Pendant ce temps, l'observateur est privé de nourriture, puis les deux sujets se retrouvent à nouveau ensemble pendant 15 minutes dans une cage ne contenant aucune nourriture. Enfin, le démonstrateur est retiré de la cage où l'on place deux contenants de nourriture, l'un traité à la cannelle, l'autre au cacao.

En **B** : histogramme représentant la proportion moyenne de cacao ingérée par un observateur en fonction de la nourriture à laquelle le démonstrateur a été exposé. L'observateur développe une préférence marquée pour le type de nourriture consommée précédemment par le démonstrateur. Modifié de Shettleworth (1998) [6].

La contagion sociale de la reconnaissance du prédateur

Curio met au point un dispositif expérimental qui est construit de telle manière que les individus de chaque côté sont exposés simultanément à un objet différent posé devant eux (figure 4.9). Curio fait en sorte que du côté gauche l'objet ressemble à un prédateur tandis que du côté droit, il ressemble à un oiseau inoffensif. Lorsque les individus expérimentés à gauche voient le prédateur, ils émettent des cris d'alarme. Ces cris sont entendus par les merles naïfs de droite qui, eux, voient pour la première fois un oiseau tout à fait inoffensif. Ils deviennent alarmés en entendant les cris d'alarme des oiseaux de gauche et émettent des cris d'alarme à leur tour. Plus tard, lorsqu'ils seront à nouveau exposés à cet oiseau inoffensif, ils réagiront spontanément en émettant des cris d'alarme. Ainsi, ils pourront maintenant transmettre eux-mêmes cette fausse reconnaissance d'un prédateur à d'autres individus naïfs. Curio a démontré que cette fausse transmission peut aller jusqu'à six générations, établissant ainsi une espèce de « tradition culturelle » de la peur d'un objet pourtant inoffensif.

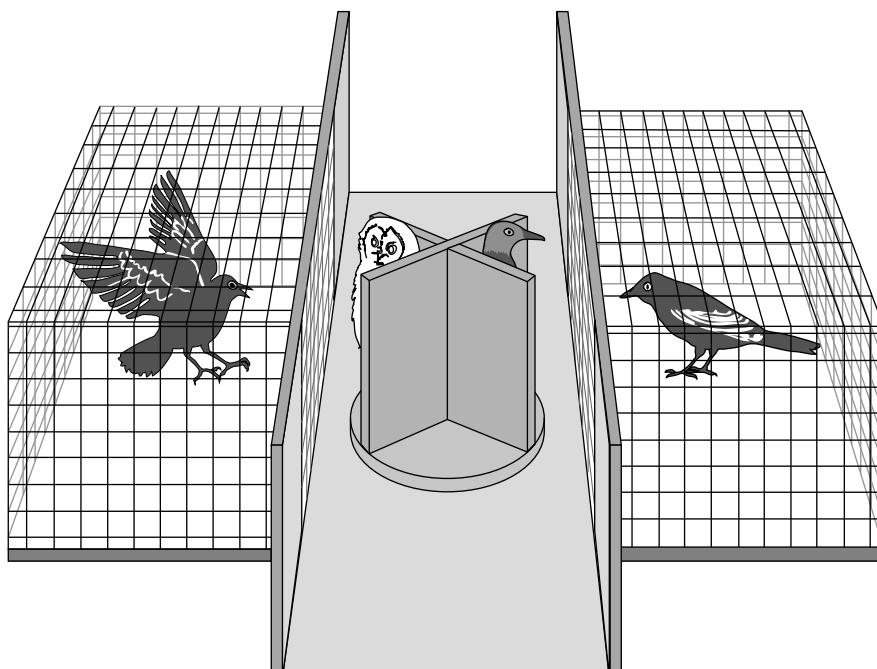


Figure 4.9 – Dispositif expérimental utilisé par Curio pour étudier la transmission de la reconnaissance d'un prédateur.

Dessiné à partir de Shettleworth (1989).

L'accentuation locale

Nous n'aborderons pas en détail ce mécanisme car il ressemble beaucoup à l'accentuation de l'objet, sauf qu'il est dirigé vers un endroit. Vous aurez peut-être remarqué combien il peut être difficile de ne nourrir qu'un seul oiseau à la fois sur une place

publique. Inévitablement, la vue d'un individu qui se nourrit attire vers l'endroit plusieurs de ses compagnons. Cette attraction à cet endroit accroît tout simplement les chances qu'un individu apprenne les mêmes associations que celui qui l'y aura attiré.

La facilitation sociale

Comme nous le notions plus haut, la contagion comportementale en soi ne permet pas d'identifier lequel des mécanismes en a été responsable. Il faut donc prendre le temps d'entreprendre des manipulations contrôlées afin de pouvoir avec assurance déterminer lequel des mécanismes est impliqué. Par exemple, l'importance des influences sociales sur l'évolution des préférences alimentaires a été très étudiée chez les Primates, en particulier par Elisabetta Visalberghi [7] et ses collègues. Ses travaux ont montré que, chez le sapajou de Guyane (*Cebus appela*), les individus augmentent leur préférence pour un aliment nouveau, pour lequel ils ont initialement une aversion, lorsqu'ils ont observé préalablement un congénère en train de consommer cette ressource. Bien que cette augmentation pourrait être le résultat du phénomène d'accentuation de l'objet, on pourrait aussi l'expliquer par la seule présence de congénères en train de s'alimenter augmentant la probabilité que l'observateur émette à son tour ce comportement. Ce mécanisme dit de **facilitation sociale** ne ferait donc qu'accroître les chances qu'un animal effectue un comportement, qu'il possède déjà dans son répertoire, lorsqu'il observe un ou plusieurs compagnons effectuant ce même comportement. Dans le cas de la facilitation sociale, par conséquent, seul le comportement des congénères est important et non le type d'aliment qu'ils consomment. Si ce mécanisme est responsable de l'augmentation de la préférence pour un aliment non familier, on devrait donc observer la même hausse, quel que soit le type d'aliment consommé par les congénères. Au contraire, si l'accentuation de l'objet est responsable de l'augmentation, l'aversion devrait être maintenue dans le cas où les congénères s'alimentent avec un autre type d'aliment. Pour discriminer entre ces deux mécanismes, Visalberghi a testé des singes qui devaient consommer un aliment non familier, lorsqu'ils étaient soit seuls, soit en présence de congénères qui n'avaient pas accès à de la nourriture, soit enfin en présence de congénères qui étaient en train de s'alimenter avec un aliment non familier. Ses résultats montrent que les observateurs consomment davantage de l'aliment familier dans cette troisième condition comparativement aux deux premières, ce qui renforce l'hypothèse de la facilitation sociale.

L'imitation

L'imitation se distingue des cas de transmission de préférence alimentaire ou de reconnaissance de prédateur que nous venons de voir dans la mesure où elle se rapporte spécifiquement à l'acquisition d'un nouvel acte moteur par l'observation d'un tuteur qui en fait la démonstration. L'apprentissage du chant d'oiseau, que nous avons abordé au chapitre précédent, est indiscutablement un cas d'imitation. Le gabarit que le jeune apprend pendant qu'il est au nid provient de l'écoute du chant

d'un tuteur. Cependant, puisque cette imitation découle d'une période sensible et qu'elle ne concerne que le chant, on admet généralement qu'il s'agit d'un cas d'apprentissage spécialisé de type modulaire. Pour certains, la question de l'imitation est de savoir si, comme pour le conditionnement, il existe une capacité cognitive générale à l'imitation pouvant agir tout au long de la vie d'un animal et ouverte à l'ensemble des actes moteurs. On suppose habituellement que si cette forme d'apprentissage existe, elle exigera des capacités cognitives avancées, comme celles des Primates et des Cétacés, lorsqu'on est de l'école de la spécialisation générale, ou, pour les tenants de l'école des spécialisations cognitives modulaires, la présence de modules spécifiques chez les espèces dont la niche écologique favorise cette forme d'apprentissage.

Remarque

Comme pour le cas de la mémoire spatiale, les sujets d'études appropriés et les comparaisons nécessaires dépendent de l'hypothèse de spécialisation qui est testée. Ceux qui croient que l'imitation est une spécialisation générale étudient plutôt les animaux cognitivement avancés comme les grands singes et les dauphins. Ceux qui, à l'inverse, croient aux modules étudient les espèces dont l'écologie, supposent-ils, aurait favorisé l'émergence de tels modules.

Lorsque l'on parle d'imitation, on rapporte souvent le cas des macaques japonais où l'habitude de laver les patates douces à l'eau de mer s'est répandue à l'ensemble de la troupe sur une période de plusieurs années, après qu'une jeune femelle, nommée Imo, eut découvert cette innovation. Cet exemple de tradition, cependant, n'est pas sans soulever de nombreux problèmes au sujet du mécanisme de contagion impliqué. D'abord, il faut savoir que le gardien de cette troupe de singe avait pris l'habitude de lancer les patates douces à la mer pour inciter les singes à se baigner. Il est possible alors que chaque individu ait appris seul à laver ses patates. De plus, la contagion s'est étalée sur plusieurs années car seuls les jeunes utilisèrent cette méthode, les vieux y demeurant réfractaires. Pour pouvoir vraiment se convaincre qu'il s'agit là de l'action d'un mécanisme d'imitation, il aurait fallu faire des expériences plus contrôlées pour exclure l'effet de l'apprentissage individuel et les autres mécanismes de contagion.



Il arrive qu'on fasse usage du mot « imitation » ou « copier » pour parler de la contagion elle-même. Cet usage est fautif. Il faut réservé ces termes pour les cas où ce mécanisme de contagion a été démontré expérimentalement.

La plupart des cas naturels de supposée imitation souffrent des mêmes carences expérimentales. Une étude chez le chimpanzé, cependant, nous permet de dire que cet animal est capable d'imitation pour apprendre des techniques de fabrication et d'utilisation de longues tiges lui permettant de retirer les termites de son nid ou même l'usage d'une pierre pour ouvrir les noix.

L'imitation chez le chimpanzé

Whiten [8] fait usage d'un dispositif qui force le chimpanzé à apprendre une séquence précise de gestes avant de pouvoir atteindre la nourriture. Selon Whiten, il s'agit là d'un analogue expérimental d'une tâche naturelle pour un chimpanzé sauvage qui aurait à contrer les défenses naturelles d'un fruit qu'il veut consommer. Ce dispositif permet de contrôler les effets de l'accentuation locale ou de l'objet. De plus, il permet de vérifier si une technique acquise par imitation est sujette à modification ultérieure par apprentissage individuel, ce qui aurait pour effet d'interrompre la tradition culturelle. Le dispositif a ceci de particulier qu'il permet à l'animal d'obtenir la récompense en faisant usage de l'une de quatre séquences différentes mais équivalentes d'actes moteurs (figure 4.10A). Le dessin illustre les quatre façons alternatives d'éliminer les défenses du fruit artificiel. La première défense (à gauche du dispositif) peut être surmontée de deux façons : en poussant sur une tige avec le doigt, ou à droite, en tirant la tige tout en la tournant. La seconde défense du fruit est représentée sur la droite et vers le bas du dispositif. Il s'agit d'une clé que le tuteur retire soit en en la faisant tournoyer dans un sens avec l'index soit en l'empoignant pour la faire tourner quatre fois. La troisième défense est représentée en haut du dispositif sur la droite. Il faut tourner la poignée ou bien la tirer vers le haut. Whiten fait en sorte qu'un tuteur humain fasse la démonstration d'une seule méthode distincte à chacun de ses quatre sujets. Il compare ensuite la similarité entre la méthode adoptée par le chimpanzé et celle de son tuteur humain. Il découvre que les premières séquences d'actes moteurs utilisés par les sujets correspondent assez peu à ceux dont ils ont été témoins pendant les démonstrations (figure 4.10B). Mais, à mesure que son habileté se développe, chacun des chimpanzés a éventuellement acquis une méthode qui correspond de plus en plus à la technique illustrée par son tuteur. Il s'agirait là non seulement d'un cas d'imitation assez clair, mais aussi d'un cas de transmission culturelle protégée des contaminations introduites par l'apprentissage individuel et l'exploration des premières tentatives.

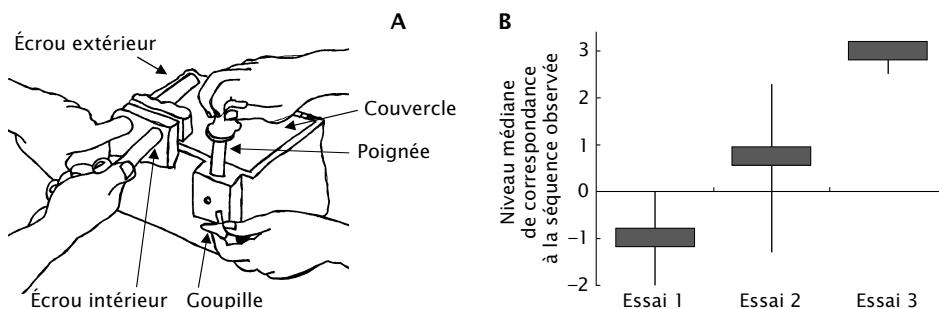


Figure 4.10 – Le dessin du fruit artificiel et les résultats de l'expérience de Whiten. Dessin gracieuseté d'Andy Whiten.

Points clefs

- Nous avons abordé dans ce chapitre des formes d'apprentissages émancipées de périodes sensibles et de prédispositions envers certains stimuli que le behaviorisme prétendait universel et ouvert à toutes les associations possibles.
- L'apprentissage peut être divisé en deux catégories : l'apprentissage non associatif, qui comprend essentiellement l'habituation et la sensibilisation, et l'apprentissage associatif, qui inclue le conditionnement classique pavlovien (ou de Type I) et le conditionnement opérant, instrumental (ou de Type II).
- Le conditionnement pavlovien expose un animal à la contiguïté temporelle entre un stimulus inconditionné qui déclenche spontanément une réponse inconditionnée involontaire et un stimulus préalablement neutre. Lorsque, après plusieurs associations répétées des deux stimuli, la présence du stimulus neutre seul déclenche la réponse involontaire, il est devenu un stimulus conditionné qui déclenche maintenant une réponse conditionnée.
- Le conditionnement opérant ou instrumental est fondé sur la loi de l'effet. Cette forme d'apprentissage suit la présentation répétée d'une association entre un acte moteur volontaire, l'opérant, et sa conséquence positive ou négative, le renforcement.
- Le conditionnement exige une contiguïté temporelle entre les événements à associer et un ordre particulier de présentation.
- Certaines formes de conditionnement, comme l'effet Garcia, semblent violer la règle de la contiguïté temporelle. Certains comportements ne peuvent être modifiés en faisant usage de la loi de l'effet. La présupposition initiale des behavioristes que les cerveaux d'animaux seraient des tables rases capables d'apprendre toutes les associations possibles, ne semble pas tenir la route.
- Les nombreuses particularités des formes d'apprentissage soulèvent une question de cognition animale, à savoir si la biologie modifie simplement les mécanismes généraux de l'apprentissage ou bien crée des modules spécialisés pour certaines tâches. Il s'agit en fait du débat sur la modularité *versus* les processus généraux.
- Certaines espèces de Paridés et de Corvidés cachent leur nourriture et font usage de leur mémoire spatiale pour la retrouver. Cette capacité accrue de mémoire spatiale semble une spécialisation générale plutôt que modulaire.
- L'environnement social de l'animal a aussi une influence sur son apprentissage individuel. L'observation de compagnons occupés à manipuler ou à réagir à certains objets les rend plus saillants par accentuation de l'objet, rend l'endroit plus attrayant par accentuation locale, ou facilite l'expression du comportement par facilitation sociale.

Points clefs

— L'imitation est souvent vue comme une forme d'apprentissage qui nécessite une cognition avancée par les tenants de la spécialisation générale ou d'une niche écologique particulière chez les tenants de la spécialisation modulaire. Les exemples rapportés sur les cas d'imitation en situation naturelle sont souvent problématiques à cause de la difficulté d'éliminer l'opération de processus alternatifs plus simples.

Pour en savoir plus

GIRALDEAU L.-A., « The ecology of information use », pp. 42-68, dans *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach*, 4^e édition (Krebs J.R. et Davies N.B. éds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1997.

SHETTLEWORTH S.J., *Cognition, Evolution and Behaviour*, Oxford University Press, New York, 1998.

Questions de révision

4.1 Décrivez la procédure générale pour démontrer l'apprentissage au niveau comportemental et dites si telle qu'elle est décrite, elle suffit à distinguer l'apprentissage d'un effet de motivation.

4.2 Qu'est-ce qui distingue l'apprentissage associatif de l'apprentissage non associatif ?

4.3 Qu'est-ce qui distingue le conditionnement classique du conditionnement instrumental ?

4.4 Vous voulez apprendre à votre chien à se coucher lorsque vous lui en donnez l'ordre.

a. Comment s'appelle la procédure que vous utilisez si vous récompensez des approximations de plus en plus précises de la réponse que vous voulez qu'il adopte ?
b. Si vous le récompensez par un petit morceau de nourriture à chaque fois qu'il obéit, quelle échelle de renforcement utilisez-vous ?

4.5 Qu'entend-on par la nécessité de contiguïté temporelle en conditionnement et comment cela peut-il servir lorsque vous voulez, par exemple, apprendre à un animal à ne plus faire quelque chose qui vous déplaît ?

4.6 Décrivez ce qu'est l'effet Garcia et en quoi ce conditionnement se distingue du conditionnement conventionnel.

4.7 Qu'est-ce que la cognition animale ?

4.8 Les colombophiles qui élèvent les pigeons pour les compétitions ont par sélection artificielle favorisé les individus qui possédaient une plus grande capacité à naviguer dans l'espace. En conséquence, le pigeon semble capable de retrouver sa route même lorsqu'on le déplace à de grandes distances de son nid. Cette capacité de navigation extraordinaire peut être une spécialisation cognitive. Décrivez les deux façons par laquelle on peut concevoir cette spécialisation cognitive du pigeon.

4.9 Décrivez les principales caractéristiques d'une image de recherche.

4.10 Expliquez comment le phénomène de l'accentuation de l'objet pourrait contribuer à renverser l'effet Garcia chez le rat.

Réponses

4.1 Il faut avant tout présenter deux groupes de sujets avec des expériences distinctes. Ensuite, il faut tester ces deux types d'animaux dans une condition commune. Si l'apprentissage a eu lieu alors les individus de chaque groupe se comporteront différemment dans la condition commune. Cette méthode en soi ne peut faire de distinction entre l'apprentissage tel que nous l'avons défini et un effet purement motivationnel. Par exemple, on nourrit un sujet à T1 alors que l'autre ne reçoit rien. Puis on offre de la nourriture aux deux à T2. On s'attend à ce que le groupe qui n'a rien reçu à T1 mange plus que celui qui a déjà mangé. Il s'agit là d'un effet de la motivation et non pas de l'apprentissage qui doit comporter une mémoire de l'expérience sise dans le système nerveux.

4.2 Une procédure d'apprentissage associatif présente une contingence temporelle entre deux événements alors que l'apprentissage non associatif ne présente qu'un seul événement de manière répétée.

4.3 Le conditionnement classique ou pavlovien associe un événement neutre à un événement déclencheur d'une réponse involontaire. Le conditionnement opérant, instrumental ou de Type II associe une réponse volontaire à une sanction positive ou négative.

4.4 a. Cette procédure se nomme le façonnage.

4.4 b. Il s'agit d'une échelle ratio, fixe à chaque réponse, soit RF1.

4.5 On entend par là la nécessité de maintenir l'intervalle entre les événements à associer très courts, de l'ordre de millisecondes. Pour apprendre à un animal à cesser un comportement déplaisant, il faut donc que la punition soit temporellement contiguë à l'acte. Des punitions plus tardives ne sauraient être efficaces.

4.6 L'effet Garcia est l'acquisition d'une aversion pour un aliment dont la consommation est suivie d'un état nauséux. Cette forme de conditionnement est particulière

Chapitre 4 • L'apprentissage

dans la mesure où l'intervalle entre les deux événements associés, le goût et le malaise, peut être de l'ordre de plusieurs heures.

4.7 La cognition animale est la capacité d'un individu d'amasser de l'information, de la mémoriser, de la transformer et de l'utiliser dans le cadre de ses décisions.

4.8 Cette capacité à naviguer pourrait résulter d'un accroissement de la capacité générale du pigeon à résoudre des problèmes dans l'espace. Dans ce cas, le pigeon aurait une spécialisation cognitive dans la mesure où son habileté spatiale est supérieure à celle des autres membres de la famille des Colombidés. Elle pourrait aussi découler d'un module spécialisé pour la navigation vers le nid. Dans ce cas, la spécialisation cognitive ne serait utilisée que pour naviguer vers son nid et pour aucune autre tâche spatiale. Le pigeon ne serait pas plus performant que les autres Colombidés sur les autres tâches spatiales.

4.9 Une image de recherche est l'acquisition par la rencontre successive de proies cryptiques d'une habileté supérieure à les détecter. L'image de recherche est spécifique à un type de proie et n'existe que pour des proies cryptiques.

4.10 Le rat acquiert une aversion pour un aliment qui l'a rendu malade. Par contre, s'il interagit socialement avec un individu qui a consommé cette nourriture, le parfum de l'haleine du congénère exercera un effet d'accentuation de l'objet. La conséquence est que le rat pourra être incité à consommer à nouveau la nourriture qui l'avait rendu malade. Si, cette fois, la consommation est sans conséquences fâcheuses, l'aversion pourra être renversée par accentuation de l'objet.

ÉVOLUTION ET SÉLECTION NATURELLE

5

PLAN

- 5.1 Sélection naturelle : conséquence des réplicateurs
- 5.2 L'adaptation : conséquence de la sélection naturelle
- 5.3 Sélection de groupe
- 5.4 Sélection de parentèle
- 5.5 Sélection sexuelle

OBJECTIFS

- Comprendre les trois conditions nécessaires à la sélection naturelle.
- Apprendre à reconnaître les différents sens donnés au mot « adaptation ».
- Concevoir l'adaptation évolutive comme une hypothèse à vérifier plutôt qu'un simple raisonnement plausible.
- Savoir reconnaître un argument de sélection de groupe et comprendre pourquoi il est peu plausible.
- Découvrir ce qu'est la sélection de parentèle.
- Reconnaître que le processus de sélection sexuelle est distinct de la sélection utilitaire.

Une chatte donne naissance à des chats et une vache à des veaux. C'est à la fois banal et mystérieux. Nous savons que cela est vrai pour l'ensemble des êtres vivants, un pissoir ne donne jamais une jonquille, ni un chêne ou un érable. De plus, dans le cas des animaux, qui sont pourvus de comportements, on ne s'étonne pas qu'un chat se comporte en chat et qu'un cheval ne puisse se comporter qu'en cheval. Pourtant, il vaut la peine de s'arrêter un instant pour réfléchir à ce qui se cache derrière ces vérités premières. Si une chatte donne naissance à des chats qui agissent ensuite comme des chats, c'est qu'elle leur transmet toutes les informations biologiques nécessaires pour devenir et se comporter en chat, et rien d'autre. Il s'agit entre autres d'informations au sujet de la forme de la tête, des crocs, de la langue, des pattes mais aussi du système auditif, du cerveau, de la territorialité, du mode de toilettage, de la manière de chasser et de chercher ses partenaires sexuels. Nous savons depuis le milieu

du xx^e siècle que ces instructions sont portées par les gènes constitués de séquences de molécules d'ADN (acide désoxyribonucléique). Nous pouvons poser deux questions à propos de ces gènes. La première est comment le jeu d'instructions d'ADN comme celui du chat, par exemple, arrive à construire un animal qui a l'air d'un chat et se comporte comme un chat ? Cette question se rapporte à la mécanique même de la construction, de l'interaction entre les gènes et l'environnement qui aboutit au chat. Nous avons abordé ce type de question au chapitre 3 sur l'ontogenèse. La deuxième question cherche à savoir pourquoi les gènes que possèdent les chats sont différents de ceux d'un chien, d'une hyène ou d'une souris. Pourquoi les gènes de ce félin domestique construisent-ils un animal pourvu de crocs, vivant en solitaire et qui se comporte en carnivore plutôt qu'en granivore social ? Pour répondre à cette question, il faut avant tout appréhender l'origine de la biodiversité. Le processus qui a créé le cheval et le chat est aussi celui qui en a modelé les caractéristiques. Ces questions ont été abordées par deux grandes théories (encart 5.1) dont l'une, la **sélection naturelle**, est demeurée comme explication principale du moteur même de l'évolution adaptative. Pour cette raison, ce chapitre vous propose un rapide survol du fonctionnement de la sélection naturelle et quelques précisions sur les concepts qui s'y rattachent.

5.1 SÉLECTION NATURELLE : CONSÉQUENCE DES RÉPLICATEURS

Il n'y a pas toujours eu de la vie sur Terre. On suppose qu'avant, la mer était peuplée d'une très grande diversité de molécules de toute sorte, dont certaines organiques. Ces molécules se synthétisaient alors au hasard des réactions chimiques et des conditions locales. La Terre vivait son ère « prébiologique ».

La révolution biologique a lieu lorsque, par une combinaison fortuite d'événements, une de ces molécules organiques acquiert la capacité de catalyser la synthèse d'une molécule semblable à elle-même à partir d'éléments plus simples présents dans le milieu ambiant. Richard Dawkins a donné le nom de « **réplicateur** » (*replicator*) à ce genre d'entité. Dans le cas du vivant tel que nous le connaissons aujourd'hui sur Terre, le réplicateur est une molécule d'ADN. Mais un réplicateur peut aussi prendre d'autres formes, tels les virus informatiques qui se répandent d'un ordinateur à l'autre *via* Internet ou l'acide ribonucléique (ARN) des authentiques virus. Toute entité capable de faire des copies d'elle-même est un réplicateur et Richard Dawkins va aussi loin que de proposer que certaines idées sont en fait des réplicateurs culturels (des « mèmes » analogues aux gènes). Pourquoi l'avènement d'un réplicateur est-il révolutionnaire ? Tout simplement parce que son arrivée marque immanquablement le début d'un processus de sélection naturelle qui aboutit à la prolifération mais surtout aussi à la diversification de ces réplicateurs.

Il est tout à fait envisageable que certaines de ces molécules copistes persistent plus longtemps que d'autres. Dans ce cas, avec le temps, il est inévitable que la version la plus répandue de ces molécules soit celle qui dure plus longtemps. Mais, dans les



ENCART 5.1 L'origine des théories scientifiques de l'évolution des espèces

La première théorie scientifique qui soutient que les espèces ne sont pas fixes mais se transforment graduellement est proposée par le français Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck (1744-1829). Cette théorie du transformisme n'explique pas très bien l'origine des espèces et Lamarck ne va pas jusqu'à inclure explicitement l'Homme comme une version transformée d'espèces plus ancestrales. Il se contente de formuler une hypothèse sur le mécanisme qui en guide la lente transformation : l'usage et le non-usage. En effet, puisque plusieurs caractères de l'individu peuvent se modifier selon qu'il en fait un usage régulier ou non, Lamarck émet l'hypothèse que ce sont ces transformations acquises au cours de la vie qui causent l'évolution en se transmettant à la descendance. Cette idée de transmission des caractères acquis, qui est souvent associée à Lamarck, n'est pas à proprement parlé son idée. Elle fait plutôt partie des théories de l'hérédité de l'époque. Néanmoins, elle en est le point faible et le transformisme ne résistera pas à la découverte de l'hérédité mendélienne. Lamarck aura néanmoins ouvert la route aux autres explications matérialistes de l'évolution.

La théorie dominante pour l'origine et l'évolution des espèces est celle de la sélection naturelle découverte par les Britanniques Alfred Russel Wallace (1823-1913) et Charles Darwin (1809-1882). Wallace viendra éventuellement à prendre ses distances envers Darwin au sujet de la théorie de la sélection sexuelle à laquelle il ne souscrivait pas. Il se tourne aussi vers des croyances ésotériques, de sorte que Darwin devient rapidement le seul pilier scientifique de la théorie pour laquelle il a amassé avant sa publication un nombre assez important d'appuis empiriques. La force de cette théorie de la sélection naturelle relève sans doute du fait qu'elle propose une origine aux espèces et considère que l'Homme est une espèce comme les autres qui a évolué à partir d'ancêtres communs. Cette idée contredit les enseignements des grandes religions monothéistes et suscite de vives controverses, qui persistent ou resurgissent encore dans certains pays comme les États-Unis et plus récemment en France. La théorie survivra, non sans mise à jour, à la révolution de la génétique mendélienne. Contrairement au transformisme, ce sont les espèces qui évoluent et non pas les individus. En effet, l'évolution se produit par la disparition sélective des individus dont les caractères héritables les rendent moins aptes à se reproduire et à survivre. C'est à grâce au statisticien britannique Sir Ronald Fisher (1890-1962) que la théorie darwinienne s'adapte à la génétique mendélienne. Fisher sera aussi un des grands avocats du mouvement eugéniste au Royaume-Uni, mouvement qui demeurera associé à la théorie darwinienne et suscitera pour longtemps une certaine méfiance à son égard.



Figure 5.1 – Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck (1744-1829).

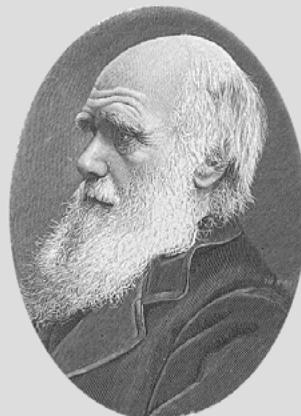


Figure 5.2 – Charles Darwin (1809-1882).

centaines de milliards de réplications de ces premiers réplicateurs, une erreur se glissera dans le montage d'une copie. De telles erreurs, que l'on nomme **mutations**, auront la plupart du temps un effet délétère sur la capacité du réplicateur à se copier ou à persister. Cette version du réplicateur sera irrémédiablement vouée à la disparition, noyée dans la prolifération de sa version originale plus fidèle ou persistante. À l'occasion, sans doute très rarement, une de ces mutations fera néanmoins en sorte que la variante sera plus efficace à faire des copies d'elle-même que le réplicateur original. Peut-être aura-t-elle le pouvoir de cannibaliser les autres réplicateurs pour se construire à partir de leurs propres constituants. Cette nouvelle mutante se répandra, remplaçant ainsi la version ancestrale incapable de résister aux assauts cannibales de la nouvelle venue. En ce faisant, elle créera une pression sélective en faveur de variantes plus résistantes au cannibalisme. Cette sélection des variations plus aptes à se copier et à cannibaliser apparaît dès le premier réplicateur. À chaque fois qu'une modification permettra d'accroître la persistance, la fidélité de la copie ou la capacité de faire usage de constituants ambients, la nouvelle version remplacera les autres. Il n'y a rien de particulièrement noble ou moralement justifiable à tout cela. Le processus est inévitable dès que les trois conditions qui lui sont nécessaires sont réunies (encart 5.2). Il n'a pas de but non plus, il existe parce que les réplicateurs qu'on s'attend à trouver seront nécessairement ceux qui auront été les plus efficaces à proliférer et persister (figure 5.1).



ENCART 5.2 Le processus d'évolution par sélection naturelle, propre à tous les réplicateurs, découle des trois conditions suivantes

- 1 – Il existe des *différences* entre les réplicateurs ;
- 2 – Ces différences ont une *héritabilité*, c'est-à-dire qu'elles se transmettent aux copies des réplicateurs ;
- 3 – Ces différences ont un effet sur l'*aptitude* du réplicateur, son efficacité à faire des copies de lui-même.

Les réplicateurs ont parcouru beaucoup de chemin depuis leur première apparition sur Terre. Ils ont fabriqué des membranes organiques pour se protéger du milieu ambiant, puis ils se sont regroupés en chromosomes et ont construit des cellules plus complexes qui leur permettent de se copier à l'abri (tableau 5.1). L'escalade ne s'est pas arrêtée là, elle s'est poursuivie, allant jusqu'à construire des sociétés de cellules, puis des organismes multicellulaires qui les hébergent. Les individus que nous observons, le chêne, le chien et le moustique, ne sont, selon Gouyon, Henry et Arnould (1997) [2], que les avatars des gènes, et, selon Dawkins [3], des véhicules ou même des robots construits par les gènes afin de les aider à produire plus efficacement des copies d'eux-mêmes. Voilà donc la logique aveugle qui préside au monde vivant et qui a donné lieu à toute la variété des vivants qui nous entourent. Nous aurons plusieurs fois la chance d'y revenir au cours du présent ouvrage.

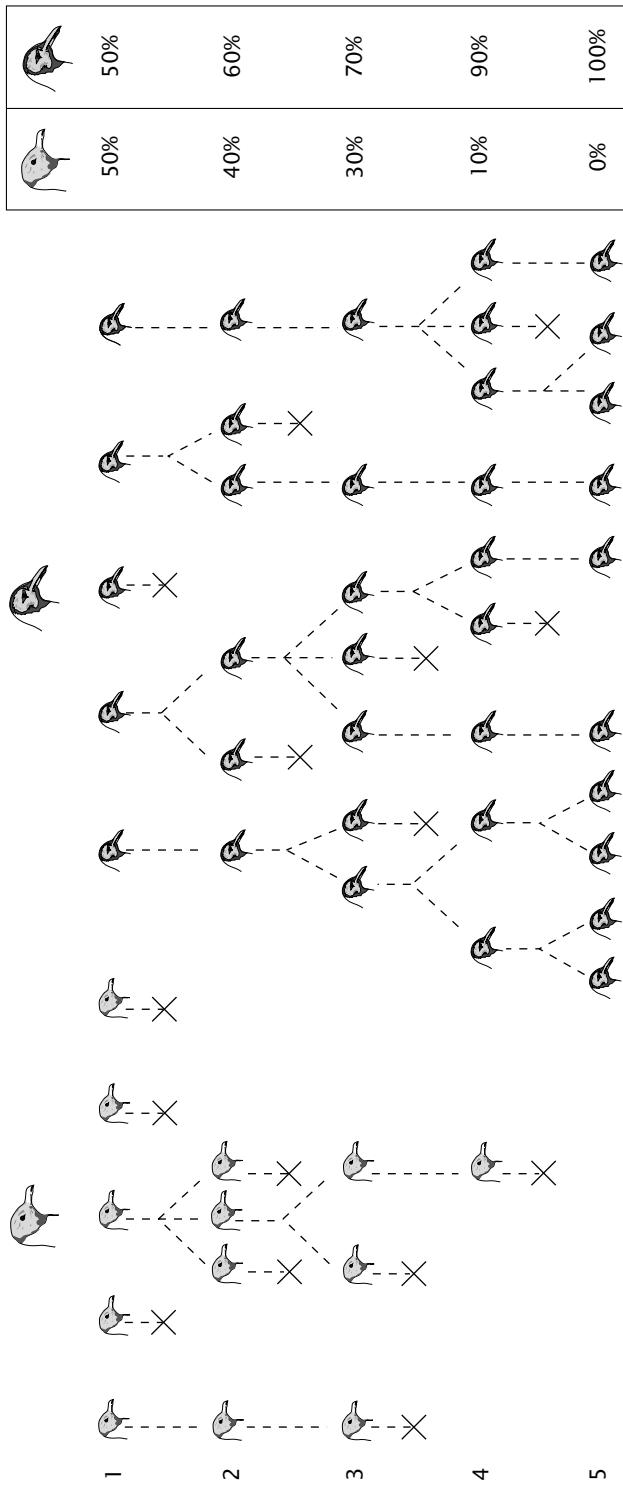


Figure 5.3 – Exemple de l'effet de l'évolution au cours du temps.

Dans ce cas, il s'agit de deux goélands ancestraux dont l'un, à gauche, a la tête d'une couleur qui le rend plus facile à détecter par un prédateur. Puisque les prédateurs visuels le détectent plus facilement, les descendants de l'individu de droite subissent une pression de prédatation plus faible que ceux de gauche. Bien qu'il y ait des morts dans les deux descendance, la proportion de la population issue de l'ancêtre de gauche diminue au cours des générations de sorte qu'il n'y en a déjà plus à la cinquième génération. La sélection naturelle a fait en sorte que la population de goélands a évolué vers une couleur moins attrayante pour les prédateurs. Modifié de Alcock (1998) [1].

Les grandes transitions de l'évolution selon Eörs Szatmáry et John Maynard Smith [4] :

1. de molécules autoréplicantes aux populations de molécules protégées par une membrane
2. de réplicateurs indépendants à la formation de chromosomes
3. de l'ARN en tant que gène et enzyme à l'ADN et les protéines (le code génétique actuel)
4. des procaryotes aux cellules eucaryotes
5. de clones asexués à des populations d'individus sexués
6. des protistes aux animaux, plantes et champignons (différenciation cellulaire)
7. des individus solitaires aux colonies (les castes stériles)
8. des sociétés de primates aux sociétés humaines (évolution de la parole)

5.2 L'ADAPTATION : CONSÉQUENCE DE LA SÉLECTION NATURELLE

Le mot « adaptation » peut avoir plusieurs sens et il est capital pour nous de bien s'entendre sur le sens que nous voulons lui donner. En physiologie, le mot sert à décrire la modification d'un processus physiologique qui résulte d'un changement dans les conditions ambiantes. Ainsi, un animal exotherme exposé à une température ambiante plus froide verra son taux métabolique chuter. Si on le garde à cette température, il s'adaptera graduellement et son taux métabolique s'élèvera lentement vers un niveau plus habituel. Pour une plus grande clarté, nous désignerons ce processus **l'adaptation physiologique**.

Le mot « adaptation » est particulièrement important dans le contexte de l'évolution par sélection naturelle où il peut désigner deux réalités : le processus et son aboutissement. Lorsqu'il désigne le processus, il se rapporte à l'évolution d'un caractère en réponse à une pression sélective. On pourra dire, par exemple, que les populations d'écureuils roux du Grand Nord canadien s'adaptent au réchauffement climatique en mettant bas de plus en plus tôt au printemps. Nous parlerons alors du **processus d'adaptation**.

Le mot peut aussi désigner un caractère qui aurait évolué parce qu'il contribue de manière importante à l'aptitude évolutive de l'individu. Par exemple, la forme allongée du bec d'un colibri peut être une adaptation qui sert à atteindre le nectar des fleurs aux corolles profondes. Il s'agit alors de ce que nous appellerons une **adaptation évolutive**, qui désigne dans ce cas le produit abouti de la sélection naturelle.

Le concept d'adaptation évolutive a été victime d'un certain abus. En effet, on s'est longtemps satisfait de l'élaboration de scénarios plausibles pour expliquer que tel ou tel caractère soit une adaptation évolutive. C'est ce que le généticien Richard Lewontin et le paléontologue Stephen Jay Gould ont critiqué comme une forme d'« adaptationnisme panglossien », en référence au docteur Pangloss de Voltaire, qui avait le don de trouver un avantage à tout, même aux pires catastrophes. Le problème

avec cette approche panglossienne est qu'elle attribue à la sélection naturelle l'origine de caractères qui n'en découlent pas nécessairement (encart 5.3). Le biologiste américain Georges Williams donne l'exemple suivant pour illustrer le problème. Lorsqu'un renard marche dans la neige, il y laisse des traces, de sorte que, lorsqu'il revient sur ses pas, il prend soin de repasser dans sa piste. Il y a certes un avantage à faire cela car il peut ainsi avancer plus aisément. Cet avantage, cependant, ne nous permet pas de conclure que les pattes de renard sont une adaptation qui sert à faire des traces dans la neige afin de permettre des passages répétés plus aisés. Ces traces ne sont qu'une conséquence des pattes et non pas la fonction qui en a permis l'évolution. Trouver un avantage à un caractère ne suffit donc pas à démontrer qu'il s'agit là d'une adaptation évolutive.



ENCART 5.3 Critique de l'approche « adaptationniste »

Dans un article [5], qui est devenu un classique depuis, le paléontologue Stephen Jay Gould (1941-2002) et le généticien Richard Lewontin (né en 1929) critiquent sévèrement l'approche de l'adaptation à tout crin. Ils reprochent entre autres aux adeptes de l'adaptation de ne pas distinguer entre les facteurs liés à l'origine d'un caractère et son utilité contemporaine. Ils les accusent d'avoir une attitude réfractaire aux explications alternatives, de se fier aux simples arguments plausibles pour accepter les hypothèses d'adaptation, d'être incapables de tenir compte de la fixation d'allèles par dérive génétique, et enfin d'ignorer la production de structures non adaptées résultant de corrélations ontogéniques avec un autre caractère sous sélection. Dans leur article, ils illustrent leurs objections aux « adaptationnistes » à l'aide des scènes peintes sur les pendentifs (*spandrels*) de la cathédrale San Marco. Selon eux, un adepte de l'adaptation à tout crin proposerait que ces pendentifs existent (sont adaptés) pour supporter les superbes œuvres d'art qui les ornent. Mais dans les faits, il s'agit là de l'usage actuel des pendentifs et non pas de la raison de leur existence. Ces pendentifs sont une conséquence inévitable du fait qu'un dôme est posé sur des arcs à angles droits. Les pendentifs ne sont pas une adaptation qui permet l'ornementation mais une contrainte inévitable de la construction. Une fois qu'ils existent, cependant, on leur a donné une utilité esthétique en y peignant des tableaux. Gould et Lewontin n'avaient pas tort de critiquer l'approche par trop superficielle des tenants de l'adaptation à tout crin. Ces critiques ont eu un effet salutaire dans la mesure où elles ont forcé les chercheurs à faire usage de plus de rigueur lorsqu'ils formulent des hypothèses au sujet de l'adaptation tout en demeurant ouverts aux explications alternatives. On fait encore référence à ces pendentifs pour faire allusion aux critiques de Gould et Lewontin.

Ce qui pourrait tenir lieu d'adaptation dans le cas du renard est sa décision de repasser dans ses pas. Il est possible, en effet, que la sélection naturelle ait favorisé les individus qui se comportaient ainsi. Mais cette affirmation doit demeurer hypothétique car aussi plausible soit-elle, avant d'y accorder notre confiance, il faudra qu'elle passe l'épreuve d'un test scientifique en mesure de démontrer que ce caractère relève de l'action de la sélection naturelle. Nous verrons à la section 5.3 qu'il existe des moyens de tester l'hypothèse de l'adaptation évolutive.

Un autre cas de figure où il peut être difficile de déterminer *a priori* si les comportements observés sont adaptatifs ou non est lorsque ces derniers se manifestent après que l'animal ait été infesté par un parasite. Suite à une infestation parasitaire, les animaux présentent le plus souvent des changements comportementaux. Si ces derniers sont généralement subtils, et se traduisent alors uniquement par une diminution ou une augmentation de la fréquence de certains comportements, ils peuvent être spectaculaires et s'accompagner de modifications drastiques tant au niveau de l'apparence des hôtes infestés que de leur comportement. De tels changements sont observés en particulier lorsque le développement du parasite requiert différents hôtes, l'hôte intermédiaire pouvant alors être manipulé par le parasite dans le but d'augmenter ses chances de transmission vers son hôte définitif où il pourra compléter son cycle. Un des exemples étonnantes de **manipulation parasitaire** correspond à celui de la fourmi *Cephalotes atratus* qui, lorsqu'infestée par un nématode dont l'hôte définitif est un oiseau, change non seulement d'apparence mais également de comportement : les fourmis infestées, dont l'abdomen normalement noir devient rouge, montent à la cime des arbres où elles ont plus de risques d'être ingérées par un oiseau les prenant pour une baie. Parmi tous les changements comportementaux observés qui surviennent à la suite d'une infestation parasitaire, il faut donc distinguer ceux qui profitent directement au parasite au détriment de son hôte de ceux qui constituent simplement des effets secondaires dus à la présence du parasite ou visent à réduire les conséquences néfastes de l'infestation. Par exemple, chez plusieurs espèces de mammifères et d'insectes, les individus modifient leur alimentation lorsqu'ils sont infestés, consommant alors certaines plantes médicinales dont les propriétés limitent la croissance du parasite. Dans certains cas, les animaux peuvent également modifier leur choix d'habitat suite à une infestation parasitaire. Un tel changement est observé chez les grillons domestiques, *Acheta domesticus* : les individus infestés par le parasite *Rickettsiella grylli* recherchent de préférence les habitats les plus chauds où la température élevée stoppe le développement du parasite et augmente par conséquent les chances de survie de l'hôte.

5.3 SÉLECTION DE GROUPE

Un des usages courants les plus abusifs du concept d'adaptation évolutive se rapporte sans doute à son emploi pour désigner des caractères dont on prétend qu'ils servent au bien de l'espèce ou d'un groupe. Le champion de cette théorie de la **sélection de groupe** est sans conteste le biologiste Vero C. Wynne-Edwards (1906-1997) qui enseigna brièvement à l'université McGill à Montréal, avant de devenir professeur à Aberdeen en Écosse. En 1962, il publie *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, dont l'objectif est d'expliquer comment cette forme de sélection aurait pu permettre l'évolution d'abstinence reproductive pour le bien du groupe. En effet, selon Wynne-Edwards [6], certains comportements sociaux servent aux membres d'une population à évaluer la densité et éviter ainsi la surpopulation lors de la prochaine saison de reproduction. Lorsque ces signes indiquent que la population est trop importante, les individus cessent de se reproduire, ce qui leur évite de surexploiter

les ressources. Selon Wynne-Edwards toujours, chaque individu accepte l'abstinence pour le bien commun. Selon cette théorie, les populations composées d'altruistes abstinents sont moins souvent victimes de crash, de sorte qu'elles finissent par remplacer celles qui, composées d'égoïstes, persistent à se reproduire sans aucune espèce de retenue jusqu'à l'extinction massive. On suppose même que certains comportements comme les vols coordonnés d'étourneaux (figure 5.4), servent justement à permettre à tous et à chacun d'estimer la densité de la population afin d'adopter une stratégie de reproduction conséquente.

L'ouvrage de Wynne-Edwards attira l'attention sur le fait que des adaptations pour le bien du groupe nécessitent une sélection bien différente que celle qu'avait avancée Darwin. En faisant cela, Wynne-Edwards sans le vouloir bien entendu, permit à quantité de biologistes de constater à quel point la sélection de groupe, si elle avait existé, n'aurait pu avoir qu'un effet marginal dans l'évolution des espèces. Le coup de grâce fut asséné dès 1966 par le biologiste Georges C. Williams (né en 1926) de l'université de l'État de New York, à Stony Brook, qui publia *Adaptation and Natural Selection*, ouvrage dans lequel il démontre avec force et clarté la très grande difficulté que pose l'évolution de caractères pour le bien d'un groupe.

Son argument principal est fondé sur la vitesse de l'évolution. La vitesse à laquelle une espèce évolue dépend, entre autres, du nombre de générations qu'elle produit par unité de temps. Ainsi, il n'est surprenant pour personne de savoir que certaines bactéries, capables de centaines de générations par heure, ont le potentiel d'évoluer beaucoup plus rapidement que les éléphants. La difficulté principale avec la théorie de la sélection de groupe vient du fait que la vitesse de reproduction des individus sera toujours fortement supérieure à la vitesse à laquelle les groupes se remplacent. Ainsi, les traits qui servent aux individus évolueront toujours plus rapidement que ceux qui favorisent les groupes.

Imaginons, par exemple, une colonie d'oiseaux insulaires dont plusieurs possèdent un caractère altruiste d'abstinence qui a évolué par sélection de groupe. Ce trait à la Wynne-Edwards permet aux individus qui le possèdent d'éviter, comme nous le notions plus haut, de surexploiter les ressources de l'île. Imaginons que parmi eux, un individu égoïste refuse cette abstinenace. Il s'agit soit d'un insulaire mutant, soit d'un immigrant provenant d'une population hors de l'île. Quelle qu'en soit l'origine, cet individu se reproduit sans aucune retenue, donnant naissance à des descendants qui, comme lui, se reproduisent sans retenue. D'après vous, après plusieurs générations de sélection naturelle, les habitants de l'île seront du type altruiste ou égoïste ? Parce qu'ils produisent plus de descendants que les altruistes, l'île se peuplera d'égoïstes. C'est une simple conséquence statistique. Pour éviter cela, il faudrait que les altruistes puissent empêcher les égoïstes d'exister, les expulser de l'île ou les empêcher d'y immigrer. Mais ces mécanismes, même s'ils pouvaient évoluer, ne seraient jamais parfaitement efficaces, de sorte qu'à plus ou moins long terme, on s'attend toujours à trouver une île remplie d'égoïstes qui se reproduisent sans retenue. Mais alors, la population surexploitera son habitat et courra à sa perte ? Oui. C'est le destin tragique mais inévitable de l'évolution par sélection naturelle, un processus automatique qui s'enclenche dès que les conditions nécessaires sont remplies et qui agit sans préscience



Figure 5.4 - Un vol d'étourneaux retournant vers leur dortoir à la tombée du jour.

Ces oiseaux entreprennent des vols coordonnés spectaculaires dont les tenants de la sélection de groupe prétendaient qu'ils avaient évolué pour permettre à chacun de bien évaluer la population et d'éviter ainsi de se reproduire jusqu'à la surpopulation.

© paty- Fotolia.com

et indépendamment de tout but préétabli. Pour que les traits capables de prévenir ce sort funeste puissent évoluer, il faudrait qu'ils procurent un avantage immédiat à celui qui les porte. Sans cela, la population ira à sa perte, à moins que d'autres forces écologiques ne viennent freiner sa prolifération.

L'usage d'arguments pour le bien de l'espèce a été particulièrement commun pendant tout le début du xx^e siècle et les éthologues n'y ont pas échappé. Quiconque lit les textes de Tinbergen, Lorenz ou de leurs contemporains trouvera nombre d'arguments fondés sur la sélection de groupe. Ainsi, ayant remarqué que les combats d'animaux se terminaient souvent sans aucune blessure, ils expliquèrent que ce comportement était une adaptation dont la fonction était de réduire le gaspillage inutile d'individus. Selon eux, la sélection de groupe aurait permis l'évolution d'espèces dont les individus font usage de signaux de soumission qui inhibent l'agression d'individus victorieux. Les espèces dépourvues de tels signaux gaspillerait plusieurs individus, blessés ou carrément tués à la suite de nombreuses confrontations. Ces espèces moins efficaces seraient remplacées par d'autres dont le nombre de survivants aux combats serait plus important. Grâce à Williams, nous reconnaissons aujourd'hui que ce genre de sélection de groupe est improbable. Mais cette constatation ne nous dispense pas pour autant de devoir expliquer comment cette retenue agres-

sive ait pu évoluer à partir de sélection naturelle agissant au niveau de l'individu. C'est un défi important qu'aborde le chapitre 7. Il faut néanmoins demeurer vigilant car les arguments pour le bien du groupe existent toujours, surtout dans les ouvrages de vulgarisation, qu'il s'agisse de documentaires naturalistes ou de revues populaires.

Il faut comprendre ici que la sélection de groupe est improbable mais pas impossible. Ainsi, depuis Wynne-Edwards, certains biologistes se sont attelés à la tâche de trouver les conditions dans lesquelles une telle sélection pourrait s'exercer. C'est le cas notamment du biologiste David Sloan-Wilson de l'université de l'État de New York, à Binghamton. Malgré la possible contribution de ce processus de sélection de groupe, il est néanmoins convenu d'en faire un usage parcimonieux, étant donné les conditions exigeantes de son action et conséquemment son apport marginal à l'évolution du comportement.

5.4 SÉLECTION DE PARENTÈLE

Cette contrainte que nous impose la sélection naturelle de devoir expliquer l'évolution des comportements strictement à partir d'avantages individuels semble poser problème dans certains cas. Prenons, par exemple, ce que l'on appelle chez les oiseaux et les mammifères les « auxiliaires », c'est-à-dire des individus adultes qui, au lieu de se reproduire, investissent une part importante de leur temps à nourrir des jeunes dont ils ne sont pas les géniteurs. La présence d'auxiliaires de ce type a été observée chez les Canidés, mais aussi chez plusieurs oiseaux comme le porphyrio bleu (*Porphyrio porphyrio*), un gallinacé de la Nouvelle-Zélande menacé d'extinction. Le comportement d'auxiliaire semble contraire à la logique de la sélection naturelle car il implique une dépense coûteuse dont la conséquence ne semble pas mener à l'accroissement de la descendance de l'acteur. Il n'est donc pas surprenant que ce type de comportement altruiste ait attiré l'attention d'un grand nombre de biologistes. En effet, comment les gènes qui construisent un individu qui nourrit les descendants d'étrangers ont-ils pu se répandre dans une population ? Ce genre de problème avait été reconnu par Darwin lui-même lorsqu'il abordait le mécanisme d'évolution de castes d'insectes hyménoptères entièrement stériles et vouées à assister la reproduction d'une reine. Darwin avouait que ces castes stériles posaient un sérieux challenge à sa théorie de la sélection naturelle (figure 5.5).

Le problème fut en grande partie résolu par la théorie de la **sélection de parentèle**, proposée dans les années soixante par le biologiste britannique William Hamilton (1936-2000) et qui constitue, comme nous l'avons vu au chapitre 1, un des fondements théoriques majeurs de la sociobiologie. Personne ne peut contester la logique sélectionniste qui mène un parent à porter, même à grands frais, secours et soins à sa descendance. La sélection de parentèle ne fait qu'élargir cette logique à l'ensemble des apparentés d'un individu. Telle une mère qui soigne naturellement ses enfants avec qui elle partage une part importante de ses gènes, elle peut tout aussi naturellement aider ses sœurs, frères et cousins, avec qui elle partage aussi, bien qu'à une proportion qui peut être moindre, des gènes communs.

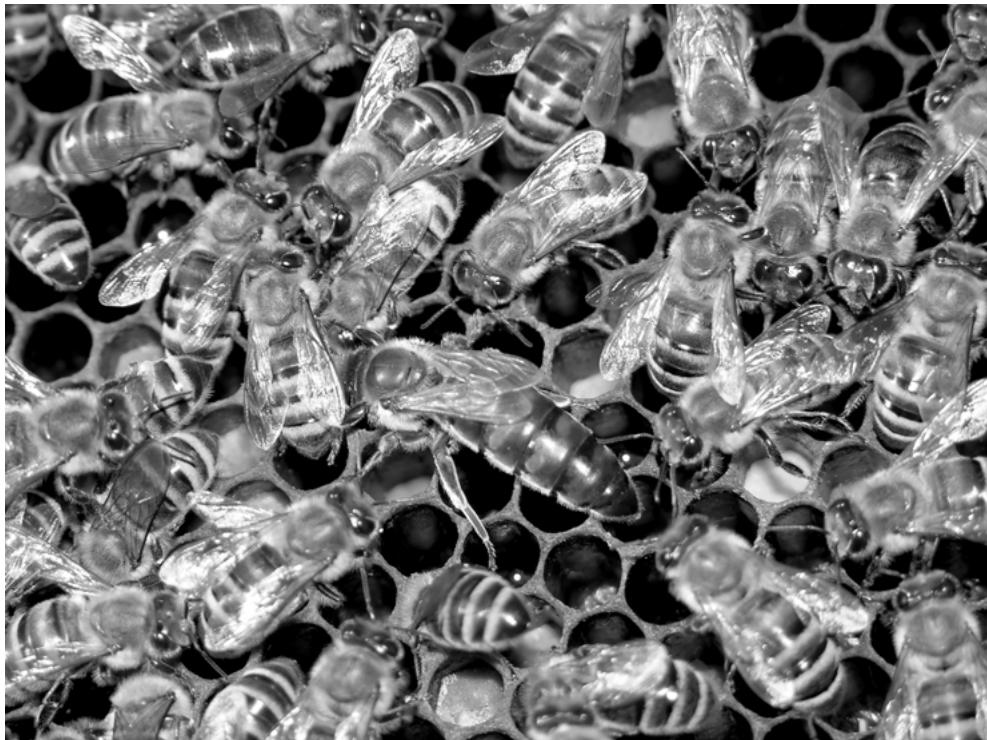


Figure 5.5 – Les abeilles.

Les insectes hyménoptères comme les abeilles mellifères, mais aussi les guêpes, fourmis et bourdons, se caractérisent par une caste reproductive et des ouvrières stériles. La reine (au centre) est la seule à produire des descendants alors que ses filles, ouvrières, sont stériles et travailleront uniquement au bien de la colonie en aidant leur mère à produire cette descendance. L'existence de ces ouvrières stériles chez plusieurs insectes sociaux pose, aux dires même de Charles Darwin, un sérieux défi à la théorie de la sélection naturelle.

© Florin Capilnean – Fotolia.com

Ce raisonnement s'étend à tous les apparentés avec qui les individus partagent des gènes. Prenons, par exemple, le cas d'un mâle auxiliaire du porphyron bleu qui voit soudainement fondre ses chances d'obtenir une descendance parce que sa partenaire est décédée, que le nid a été victime de préation, ou que le nombre de territoires reproductifs est tout simplement insuffisant pour lui permettre de s'installer. Il a l'option de ne rien faire et d'attendre l'an prochain ou bien d'aider un parent, son frère par exemple, à élever ses petits. Si ce frère partage avec lui le même père, ils auront en moyenne 50 % de gènes en commun. La descendance du frère, les neveux et les nièces de l'auxiliaire, partagera donc avec lui 25 % de ses gènes. Naturellement, c'est bien moins que le 50 % qu'il partagerait avec sa propre descendance directe, mais c'est mieux que s'il attendait l'an prochain. Si, par son aide, l'auxiliaire permet à son frère d'élever deux petits de plus qu'il n'aurait pu avoir sans son assistance, alors ce sera pour lui l'équivalent génétique d'avoir eu un descendant direct. L'individu

qui choisit d'aider aura donc plus de descendants indirects que celui qui attend l'an prochain et la sélection de parentèle favorisera ce comportement au détriment de l'attente. Lorsque l'on compte dans l'aptitude d'un individu son effet sur sa descendance indirecte, on parle alors d'**aptitude inclusive**, l'auxiliaire aura une aptitude inclusive supérieure à celui qui n'aide pas. L'effet de la sélection de parentèle aura été de déplacer le niveau d'action de la sélection naturelle de l'individu vers les gènes. Il faut savoir que malgré tout ce que l'on dit, ce ne sont pas les individus qui se reproduisent mais bien les gènes qu'ils portent.

Nous verrons plus en détail au chapitre 10 comment cette sélection de parentèle a pu permettre l'évolution d'un grand nombre de comportements apparemment altruistes. Dans la plupart des cas, ces comportements seront dirigés vers des individus apparentés, mais il faut savoir que tous les cas d'altruisme ne sont pas dirigés vers des apparentés. La sélection de parentèle ne suffira pas à expliquer tous les cas de coopération et d'altruisme. Nous reviendrons sur cette question au chapitre 10, qui montrera comment la sélection naturelle, dans certains cas, peut permettre l'évolution d'altruisme réciproque entre individus qui ne sont pas apparentés.

5.5 SÉLECTION SEXUELLE

La sélection naturelle semble concourir inlassablement à l'amélioration de la survie et de la reproduction des individus. La forme de l'aile de l'albatros, par exemple, est idéale pour le vol plané alors que celle du gobe-mouche assure plutôt un décollage rapide et une grande capacité à manœuvrer (figure 5.6). La forme du thon, véritable marathonien marin, réduit la force de traîne alors celle du brochet lui confère une poussée explosive pour surprendre sa proie. Dans ce contexte de design apparemment parfait, un certain nombre de caractéristiques détonnent.

On comprend aisément, par exemple, que la pression exercée par des prédateurs visuels conduise leurs proies à adopter un coloris cryptique qui les rend difficilement détectables. Il est donc étonnant de constater que bon nombre d'espèces dont un sexe est parfaitement camouflé, souvent la femelle, comptent des mâles aux couleurs chatoyantes, ce qui facilite leur détection par un prédateur. Comment ce **dimorphisme sexuel** a-t-il pu évoluer s'il expose le mâle à une pression de préation plus importante (figure 5.7) ? Darwin se rendit compte qu'il devait nécessairement exister un second type de sélection permettant l'évolution de caractères qui, bien que coûteux du point de vue utilitaire, procurent l'avantage d'un accès privilégié aux partenaires sexuels. Il baptisa ce processus la **sélection sexuelle** dès 1859, concept qu'il élabora plus en détail dans *La Filiation de l'homme et la sélection sexuelle*, paru en 1871. Selon Darwin, la sélection utilitaire favorise les caractères qui se rapportent à la survie et la reproduction alors que la sélection sexuelle favorise ceux qui servent à faciliter l'accès aux partenaires sexuels : les **caractères sexuels secondaires**.

Pour Darwin, les caractères sexuels secondaires peuvent évoluer selon deux types de sélection sexuelle. Le premier est le fruit d'une compétition entre les individus

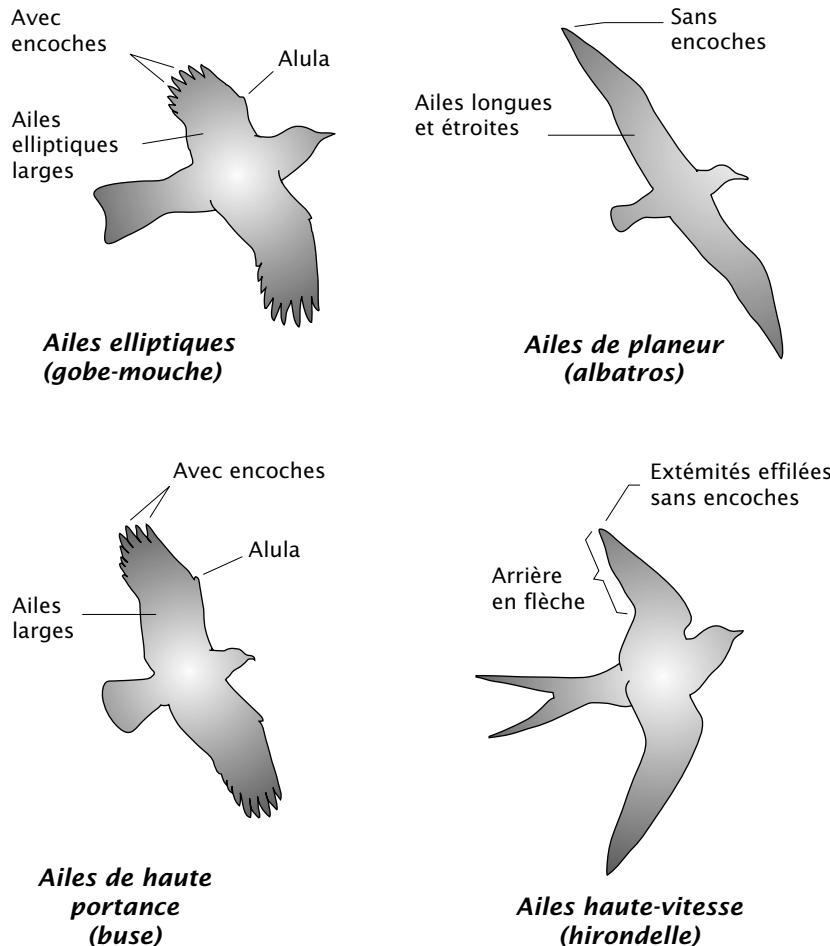


Figure 5.6 – Illustrations des différentes formes des ailes d'oiseaux qui ont évolué pour accomplir des fonctions distinctes.

De gauche à droite, les ailes elliptiques du gobe-mouche qui permettent de manœuvrer facilement, celles effilées de l'hirondelle pour la rapidité, allongées de l'albatros pour planer et les ailes plus larges d'un rapace qui lui confèrent un maximum de portance.

d'un sexe donné, habituellement les mâles, pour l'accès aux femelles : la **sélection intrasexuelle**. Cette sélection intrasexuelle mène généralement à l'évolution d'armements qui confèrent un avantage compétitif lors d'affrontements physiques. Il peut s'agir d'ergots, de cornes, ou tout simplement d'une taille corporelle plus imposante. Les femelles peuvent ne montrer aucune préférence pour ces caractères. Leur utilité découle seulement du fait qu'ils permettent aux mâles de vaincre leurs compétiteurs au moment où les femelles acceptent de s'accoupler. Le second type est issu d'une préférence au sein d'un sexe, habituellement les femelles, pour des caractères portés par les mâles : la **sélection intersexuelle**. La sélection intersexuelle



Figure 5.7 - Le mâle flamboyant et la femelle de l'euplecte veuve-noire (*Euplectes ardens*).

La femelle est munie d'une livrée qui semble lui permettre de passer inaperçue dans les herbes, alors que celle du mâle attire certainement l'attention de prédateurs visuels. Le dimorphisme sexuel par lequel mâle et femelle possèdent des caractères qui les distinguent est très souvent le produit de la sélection sexuelle. Selon la théorie de la sélection sexuelle, le mâle aurait cette livrée pour plaire aux femelles qui le choisissent préférentiellement comme partenaire sexuel. Cet avantage d'accès aux partenaires compenserait son coût utilitaire en termes de survie contre les prédateurs. Nous aborderons ce sujet plus en détail au chapitre 8.

pour sa part mène à l'évolution d'ornements. Il peut s'agir de longues plumes comme, c'est le cas pour l'euplecte veuve-noire (figure 5.7), les paradisiers ou le paon, ou, de manière plus générale, de couleurs chatoyantes, de structures extravagantes ou de chants élaborés. Ces caractères ne servent aucunement à l'intimidation ou au combat. Ils existent simplement parce qu'ils sont préférés par les individus de l'autre sexe. La sélection sexuelle peut donc donner lieu à l'évolution de caractères comme les longues plumes de la queue de l'euplecte veuve-noire, qui ont un effet délétère en termes de survie, mais qui est compensé par son avantage en termes d'accès aux partenaires sexuels.

Nous aborderons les conséquences de la sélection sexuelle au chapitre 8. Il suffit pour l'instant de reconnaître que l'évolution peut être le résultat de deux processus éventuellement antagonistes : la sélection utilitaire et la sélection sexuelle.

Points clefs

- Ce chapitre vous a familiarisé avec le fondement même de la biologie : l'évolution par sélection naturelle.
- L'avènement d'un réplicateur déclenche automatiquement le processus de sélection naturelle, un mouvement aveugle, sans objectif préétabli mais qui génère néanmoins la biodiversité qui nous entoure.
- L'adaptation est un concept clé, mais le mot désigne aussi au moins trois réalités différentes qu'il sera utile de ne pas confondre : l'adaptation physiologique, le processus évolutif lui-même, ainsi que son aboutissement : l'adaptation évolutive.
- L'adaptation évolutive doit demeurer un concept qu'on réserve à des cas de fonction bien démontrés ou rester une hypothèse en attente de confirmation, plutôt qu'une affirmation simplement fondée sur un argumentaire plausible.
- Il est important d'éviter de penser en termes d'avantage pour le groupe lorsqu'on réfléchit à la valeur adaptative d'un caractère. Ces arguments de sélection de groupe sont souvent erronés et ne s'appliquent que dans des situations exceptionnelles.
- La sélection agit au niveau des gènes et non des groupes. Cette réalité nous permet de comprendre comment des comportements altruistes peuvent évoluer par sélection de parentèle lorsqu'ils sont dirigés vers des individus avec qui l'acteur est génétiquement apparenté.
- Charles Darwin a proposé deux processus sélectifs pour expliquer l'évolution des caractères utilitaires et sexuels, des processus qui peuvent même avoir des effets antagonistes : la sélection utilitaire qui touche aux caractères liés à la survie et la reproduction, et la sélection sexuelle qui affecte les caractères qui facilitent l'accès aux partenaires sexuels.

Pour en savoir plus

Pour le style et la clarté de l'exposé et la justesse avec laquelle il présente le processus de l'évolution, nous vous recommandons de lire :

DAWKINS R., *Le Gène égoïste*, Odile Jacob, Paris, 2003.

Pour la perspective historique sur le darwinisme adapté au contexte français et les explications claires sur le processus évolutif :

GOUYON P.-H., HENRY J.-P., ARNOULD J., *Les Avatars du gène. La Théorie néodarwinienne de l'évolution*, Belin, Paris, 1997.

Questions de révision

- 5.1 Quelles sont les caractéristiques attendues d'un réplicateur ?
- 5.2 Quels sont les deux sens du mot « adaptation » dans le contexte de l'évolution ?
- 5.3 Expliquez le problème que posent les caractères qui existent pour le bien de l'espèce.
- 5.4 Quel(s) processus a (ont) mené à l'évolution du dimorphisme sexuel au sein d'une espèce ?
- 5.5 Quel est le processus sélectif le plus plausible par lequel des comportements altruistes ont pu évoluer ? Expliquer dans ce cas l'effet du degré d'apparentement génétique entre les individus.
- 5.6 En quoi la sélection utilitaire se distingue-t-elle de la sélection sexuelle ?
- 5.7 Que doit-on faire pour conclure à l'adaptation évolutive d'un caractère ?

Réponses

- 5.1 On s'attend à ce qu'un réplicateur puisse persister, être un copiste fidèle et être capable de faire usage des constituants ambients plus rapidement ou efficacement que les autres.
- 5.2 L'adaptation comme processus d'évolution est une réponse à une pression sélective, et l'adaptation comme caractère qui a évolué en vertu du fait qu'il accomplit une fonction conférant à son porteur une aptitude maximale.
- 5.3 La vitesse de l'évolution dépend du nombre de générations possibles par unité de temps. Le temps de génération d'un individu étant souvent plus court que le temps de remplacement d'une espèce, l'évolution de caractères individuels sera toujours plus rapide que l'évolution de caractères propres à l'espèce ou au groupe. Ainsi, un caractère qui profite au groupe sera aisément remplacé par un caractère qui profite à l'individu qui le porte.
- 5.4 La sélection utilitaire aurait pu mener à un dimorphisme sexuel si les mâles et les femelles devaient exploiter des ressources et des milieux différents. Cependant, il est plus probable qu'un dimorphisme sexuel résulte du processus de sélection sexuelle. Il pourrait s'agir de sélection intra-sexuelle où les membres d'un sexe sont en compétition pour accéder aux membres de l'autre sexe. Dans ce cas, la sélection sexuelle produira des armements. La sélection intersexuelle, par contre, pourrait mener à l'évolution d'un caractère ornemental dont l'existence s'explique par la préférence pour ce caractère chez les individus de l'autre sexe.

5.5 La sélection de parentèle est le processus le plus plausible. Dans ce cas, on s'attend à ce que l'altruisme soit préférentiellement dirigé vers des individus avec lequel l'acteur partage des liens génétiques. Plus les liens génétiques sont rapprochés et plus l'altruiste en retirera un bénéfice important en termes d'aptitude inclusive.

5.6 La sélection utilitaire promeut les caractères qui servent à la survie et la reproduction. La sélection sexuelle promeut des caractères qui servent à accéder aux partenaires sexuels. Il est envisageable que certains caractères qui sont avantageux en termes d'accès aux partenaires, comme des couleurs voyantes, puissent nuire à la survie de l'individu qui les porte. Il est donc possible que les sélections utilitaire et sexuelle aient des effets antagonistes.

5.7 Une adaptation évolutive demeure une hypothèse qui doit être soumise à l'épreuve scientifique. Il faut se garder de conclure à cette forme d'adaptation à partir d'un argument d'avantage vraisemblable.

L'EXPLOITATION DES RESSOURCES

6

PLAN

- 6.1 Les ressources
- 6.2 L'optimalité
- 6.3 Choix optimal des ressources
- 6.4 L'exploitation optimale d'une parcelle
- 6.5 Exploitation et compétition intraspécifique

OBJECTIFS

- Savoir ce que l'on entend par ressource.
- Comprendre l'approche de l'optimalité et le gambit comportemental.
- Apprendre le fonctionnement du modèle du choix optimal des proies, le théorème de la valeur marginale et savoir reconnaître les situations où chacun s'applique.
- Savoir reconnaître les situations qui font appel à des analyses de théorie des jeux et d'optimisation simple.
- Reconnaître que la distribution idéale libre prédit que la qualité des ressources affecte la densité des compétiteurs mais non leur taux de récolte.

Au chapitre 4, nous avons vu que l'apprentissage opérant et la loi de l'effet expliquent comment les conséquences plaisantes ou déplaisantes d'un comportement en contrôlent l'usage. Cette approche causale, cependant, n'explique pas pourquoi c'est le cas. Une conséquence perçue comme plaisante peut-elle n'être qu'un mécanisme proximal qui reconnaît les conséquences biologiquement utiles ? C'est pourquoi nous aborderons à compter du présent chapitre le comportement à partir de son utilité biologique. Nous supposerons que les mécanismes qui affectent l'usage d'un comportement ont évolué à partir des conséquences que ces comportements ont eues sur la survie et la reproduction des ancêtres. Il faudra néanmoins demeurer vigilants et se garder de prendre de telles fonctions pour des causes proximales (§ 1.3).

6.1 LES RESSOURCES

Pour vivre et se reproduire, les êtres vivants ont besoin d'un certain nombre de **ressources**, qui correspondent à des denrées, éléments ou services servant à alimenter le métabolisme, à fournir les espaces nécessaires aux activités et à laisser une descendance. Certains de ces éléments, ceux en particulier qui ne sont pas affectés par l'usage qu'on en fait, comme le vent ou la lumière, ne sont généralement pas reconnus comme ressources. Le terme est plutôt réservé aux denrées consommables comme la nourriture ou l'eau qui, une fois consommées, deviennent inutilisables. La consommation n'est cependant pas une condition suffisante. En effet, certaines ressources sont exploitables mais non consommables, comme c'est le cas d'un terrier, par exemple. C'est une ressource dans la mesure où, étant occupé, il n'est plus disponible aux autres. On reconnaît trois grandes catégories de ressources (tableau 6.1).

Une ressource

Une ressource est une denrée consommable, un élément exploitable ou encore un produit ou service généré par l'effort d'un autre individu dont l'usage par certains en réduit l'utilité pour les autres.

Pour pouvoir faire usage d'une ressource, l'animal doit auparavant l'avoir trouvée. Nous entendons alors par **approvisionnement** le comportement qui sert à chercher, consommer ou exploiter une ressource.

Tableau 6.1 – Les trois grands types de ressources et quelques exemples illustratifs.

Type de ressource	Exemples
Denrées consommables	Eau, vitamines, minéraux, nectar, fruits, proies animales, noix, pollen.
Éléments exploitables	Espace, territoire, terrier, refuge, domaine vital, matériel de nidification.
Produits et services fournis par les autres	Gamètes, soins parentaux, protection, effort investi à attirer des partenaires sexuels ou à dévoiler des denrées consommables.

6.2 L'OPTIMALITÉ

La variation de la forme d'un caractère morphologique a une incidence sur l'aptitude. Ainsi, la sélection naturelle conservera les formes qui ont contribué le plus à l'aptitude des ancêtres (chapitre 5). On explique ainsi l'évolution des becs d'oiseaux vers des formes de plus en plus efficaces à exploiter les aliments d'une niche trophique (figure 6.1). Il serait étonnant que la sélection naturelle ait agi sur la forme du bec sans aussi modifier l'efficacité des comportements qui en font usage.



Figure 6.1 – Quelques exemples d'adaptations des becs d'oiseaux à des niches trophiques distinctes.

De gauche à droite, des becs dont la forme a évolué pour être le plus efficace à casser des graines, à déchirer la chair et à sonder le sol. Modifié de Welty (1963) [1].

L'efficacité d'un comportement peut se chiffrer à l'aide de techniques d'optimisation. Cette idée nous vient de Robert MacArthur et Eric Pianka, des écologistes des populations de l'université Princeton. Au milieu des années 1960, ils font usage d'optimisation pour calculer l'efficacité de régimes alimentaires généralistes et spécialistes. Leur objectif est de comprendre les conditions écologiques qui ont pu favoriser l'évolution de chacun de ces modes d'approvisionnement. [2]

L'argument qui servit d'abord à décrire l'évolution du régime alimentaire d'une espèce selon les conditions de son environnement a rapidement été appliqué au choix comportemental d'un individu, en fonction des conditions ponctuelles dans lesquelles il se trouve. Ce glissement suppose que la sélection naturelle ait agi sur les mécanismes neuronaux qui déterminent les comportements, afin qu'ils produisent des choix optimaux pour une gamme de conditions ponctuelles. Les mécanismes de plasticité comportementale qui agissent au cours de la vie d'un individu seraient en quelque sorte des analogues de la sélection naturelle agissant sur le comportement d'une génération à l'autre. Cette supposition qui n'est pas toujours reconnue est le fondement de l'approche de l'optimalité et se nomme le **gambit comportemental**. Ces mécanismes neuronaux qui influencent les décisions existent, ce sont pour certains les modules cognitifs dont nous parlions au chapitre 4 (encart 6.1).



ENCART 6.1 Un module pour calculer les trajectoires

Un enfant arrive à attraper assez facilement la balle qu'on lui lance. Imaginez qu'on vous demande de construire un robot capable d'en faire autant. Pour que vous y arriviez, vous allez devoir écrire les équations différentielles qui décrivent le mouvement d'un objet dans l'espace et les traduire en logiciels. C'est possible et les ingénieurs de l'armée, en particulier, y arrivent avec les missiles autoguidés. Mais il faut l'avouer, la tâche demeure complexe. Malgré cela, lorsque nous attrapons une balle ou lorsque nous traversons la rue sans nous faire renverser par une voiture, nous arrivons tous à faire ces calculs de trajectoires spontanément, rapidement et, surtout, tout à fait inconsciemment. Les tenants de l'approche d'optimisation supposent que la sélection naturelle a fourni aux animaux des modules comme ceux-là qui leur permettent automatiquement et inconsciemment de choisir, à partir des options disponibles, celle qui leur est la plus profitable.

Le gambit comportemental

Le gambit comportemental est le pari que les mécanismes neuronaux qui modifient le comportement à court terme, en réponse aux conditions ambiantes, le font exactement de la même façon que la sélection naturelle agissant sur le long terme aux cours des générations.

6.3 CHOIX OPTIMAL DES RESSOURCES

Une reine bourdon butine au printemps les fleurs d'un pré, préférant l'espèce qui contient le plus de nectar. Cette préférence existe-t-elle parce qu'elle maximise l'aptitude des bourdons ? Les ancêtres qui portaient les mécanismes neuronaux pour la préférence des fleurs contenant plus de nectar ont-ils profité d'une aptitude supérieure ? Voilà ce que l'approche d'optimalité cherche à établir.

Le nectar alimente le métabolisme du bourdon et celui du couvain. On peut donc en mesurer le contenu énergétique (E) et raisonnablement supposer que la survie du bourdon et la taille de son couvain, son aptitude donc, dépendent de la quantité d'énergie récoltée pendant son butinage. Cependant, l'énergie butinée ne peut contribuer à accroître indéfiniment l'aptitude. Vient un moment où ajouter plus de nectar se fera au détriment du repos, du soin prodigué au nid et au couvain, ou même de l'évitement des prédateurs. L'aptitude de la reine dépend donc à la fois d'une maximisation de l'énergie butinée et d'une minimisation du temps (T) mis à le faire. L'aptitude serait donc maximisée par une stratégie de choix qui procure le plus grand rapport E/T. Ce **taux de récolte énergétique**, parce qu'il est convertible en aptitude, est une **devise de conversion**. Cette devise de conversion est au cœur de toute la démarche de l'optimisation.

Prenez garde de ne pas prendre E/T comme la cause proximale du choix du bourdon. Notre hypothèse demeure que la sélection naturelle a doté le bourdon de mécanismes proximaux capables de lui faire choisir l'option qui maximise E/T.



La devise de conversion

Une devise de conversion est une variable qui est convertible en aptitude. C'est l'hypothèse qui est éprouvée lorsqu'on teste les prédictions d'un modèle d'optimalité.

a) Le modèle

Formalisation du problème

Prenons l'exemple fictif d'un huîtrier habitant un estuaire et s'alimentant de moules. Supposons pour simplifier le problème que la vase de l'estuaire qu'il explore ne contient que deux tailles de moules : des petites, peu profitables, mais qui s'exploitent rapidement et des grandes, plus riches, mais qui demandent plus de temps à être exploitées. On veut savoir s'il devrait consommer indifféremment les deux tailles de

moules ou bien s'il ferait mieux de se spécialiser uniquement sur la plus grande taille.

Formulons l'hypothèse que la devise de conversion est le taux de récolte énergétique E/T . La profitabilité de chaque taille de moule correspond au rapport entre son contenu énergétique (E) et le temps de manipulation (T_M) nécessaire à la consommer une fois extraite de la boue (E/T_M). Supposons que les petites moules sont moins profitables que les grosses (E/T_M petites < E/T_M grosses).

L'analyse

Le taux moyen (E/T) de récolte énergétique d'un huîtrier dépendra du temps qu'il passe à chercher dans la vase et du taux moyen d'ingestion qu'il aura en consommant la moule qu'il aura trouvée. Ces deux facteurs sont affectés inversement selon qu'il accepte toutes les moules qu'il détecte ou bien, au contraire, qu'il n'accepte que les plus grandes. En acceptant toutes les moules détectées, un huîtrier réduit l'intervalle de recherche entre deux proies successives mais il réduit aussi son taux moyen d'ingestion pendant la consommation à cause de l'exploitation des moules moins profitables. En refusant de consommer les moules moins profitables, il accroît l'intervalle de recherche mais augmente aussi son taux d'ingestion pendant la consommation. Pour savoir s'il doit choisir ou non, il faut pouvoir établir les conditions dans lesquelles l'effet de l'un de ces facteurs supplante l'effet antagoniste de l'autre.

Les prédictions

Supposons que les deux tailles de moules soient très abondantes, de sorte que l'intervalle de recherche entre deux moules profitables successives est si court que l'huîtrier perd son temps à consommer une petite moule moins profitable. Le temps passé à consommer une petite moule serait mieux dépensé à chercher puis à manger une plus grande. Un huîtrier qui maximise E/T devrait donc refuser de consommer de petites moules. On dira que son approvisionnement se spécialise sur les plus profitables. Il faut préciser que cette stratégie est la meilleure indépendamment de l'abondance absolue des petites moules. En effet, même si l'on déversait des cargaisons additionnelles de petites moules sur la plage, un huîtrier devrait néanmoins persister à se spécialiser car il est toujours vrai qu'il ne pourrait que réduire son taux de récolte énergétique en acceptant de consommer une moule moins profitable.

Supposons maintenant que les moules plus profitables deviennent rares. Dans ce cas, en persistant à se spécialiser, un huîtrier perdrait de plus en plus de temps à chercher dans la vase. Il aurait alors avantage à accepter d'exploiter les moules moins profitables car cela réduirait tellement l'intervalle de recherche que cela compenserait largement le ralentissement de son taux de récolte énergétique pendant la consommation. Un huîtrier devrait donc accepter les moules moins profitables lorsque les plus profitables sont rares. Ce qui est important de comprendre ici, c'est que l'inclusion des petites moules dans le régime alimentaire de l'huîtrier ne dépend pas de leur abondance mais uniquement de celle des plus profitables.

Les prédictions

- 1 – L'approvisionnement spécialisé est plus profitable en conditions d'abondance.
- 2 – L'approvisionnement généraliste est plus profitable en temps de pénurie.
- 3 – L'inclusion d'une proie dans le régime optimal ne dépend pas de son abondance absolue ou relative mais de l'abondance absolue des proies plus profitables qu'elle.
- 4 – Une proie n'est jamais incluse partiellement dans une situation donnée : elle est soit toujours exclue soit toujours incluse.



Les études sur les contenus stomachaux des animaux, tels les poissons, servent souvent à déduire la disponibilité des proies d'un milieu. Mais sachant maintenant que l'inclusion d'une proie dépend de l'abondance des proies plus profitables, la diversité des contenus stomachaux ne peut pas vraiment indiquer fidèlement le niveau d'abondance des proies. Comment interpréteriez-vous alors ces études de contenus stomachaux ?

b) Tests du modèle

Les prédictions du modèle des proies ont été souvent testées, tant en laboratoire que sur le terrain. Dans une synthèse publiée en 2001, Andrew Sih et Bent Christensen [3], de l'université de l'État de la Californie à Davis, dénombrent pas moins de 134 publications depuis 1988 qui les mettent à l'épreuve. Dans la plupart des cas, on n'arrive pas à les rejeter.

Exemple des huîtriers et des moules

La sélection de moules (*Mytilus edulis*) par les huîtriers pies (*Haematopus ostralegus*) de l'estuaire de l'Exe, dans le sud de l'Angleterre, a été étudiée par John Cayford et John D. Goss-Custard. Cette étude est particulièrement intéressante puisqu'il s'agit d'observations sur le terrain et non de conditions expérimentales artificielles. De plus, elle illustre le fait qu'il est toujours possible en comportement animal de faire des découvertes muni simplement d'un calepin, de jumelles et... de patience. Tapis dans des caches sur la grève, les chercheurs notent la taille des moules consommées par les huîtriers. Ils chronomètrent le temps qu'ils mettent à la manipuler, le nombre de pas et la distance entre deux pas d'animaux en approvisionnement. Pour briser la coquille d'une moule, l'huîtrier fait usage d'une de ces trois techniques : marteler la valve dorsale sur place, transporter la moule plus loin avant de marteler sa valve ventrale ou séparer les valves en insérant le bec entre les deux. Les résultats rapportés à la figure 6.2 portent sur les deux premières techniques. Les chercheurs ont recensé les densités absolues des moules sur la grève, estimé leur valeur énergétique pour former 10 classes de profitabilité (classe 1 = plus profitable, classe 10 = moins profitable). Avec ces données, ils sont en mesure de calculer le rendement en termes de taux de récolte énergétique de chaque régime. Ils commencent par calculer le rendement du régime qui ne consiste à n'accepter que les moules de classe 1, puis refont le calcul en ajoutant les moules de classe 2, puis de classe 3, etc. Ils poursuivent ainsi jusqu'à l'inclusion de toutes les classes disponibles. Leurs résultats (figure 6.2) sont ventilés en colonnes selon le mois d'observation (juin a et e ; avril c et g ; août e et f) et en rangées selon la technique utilisée (les marteleurs dorsaux, rangées a, b et c, et marteleurs ventraux, rangées d, e et f). Les courbes illustrent le taux de récolte obtenu par l'ajout de la classe de moule en abscisse et les histogrammes, la fraction cumulée du régime que représente

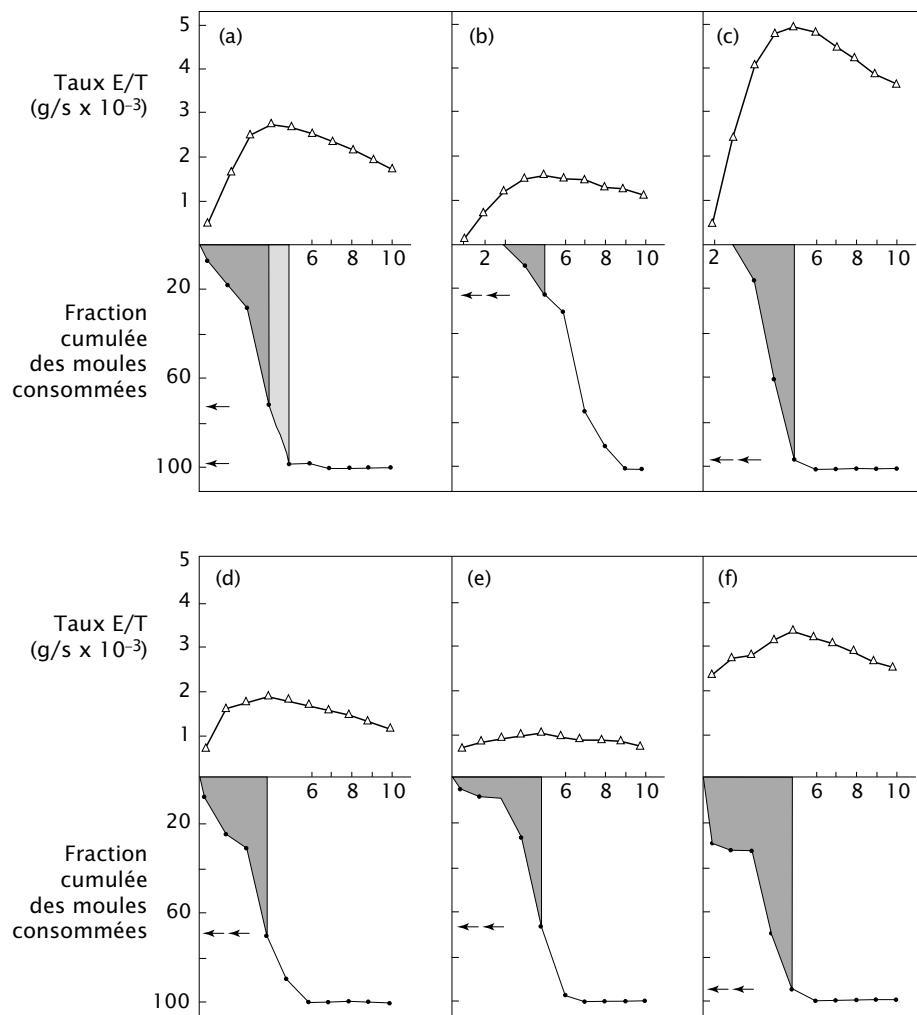


Figure 6.2 – Résultats des observations des huîtriers se nourrissant de moules dans l'estuaire de l'Exe.

Modifié de Cayford et Goss Custard (1990) [4]

la moule en abscisse. Le régime optimal dépend de la saison et de la technique de martelage. En juin (a et d) et en août (c et f), le régime optimal contient les classes 1 à 4 ou 5. Le panneau c qui se rapporte aux marteleurs dorsaux au mois d'août montre que le régime optimal contient les moules des classes 1 à 5. Les surfaces ombragées sous la courbe montrent qu'ensemble, ces 5 classes représentent près de 100 % du régime de l'animal. En d, on retrouve les données pour les marteleurs ventraux en juin. Le régime optimal inclut les classes 1 à 4 et ces quatre classes composent à peu près 70 % du régime.

Notez que bien que le modèle arrive à prédire assez bien le régime des huîtriers, il n'arrive pas à tout prévoir. Par exemple, en a, près de 30 % des moules consommées proviennent de classes à l'extérieur du régime optimal. Le modèle a encore

plus de mal au mois d'avril (b, e) où les marteleurs dorsaux (b), contre toute attente, refusent les moules des classes 1, 2 et 3, alors que les marteleurs ventraux (e) n'en acceptent que très peu. Les auteurs ont mesuré la valeur nutritive des moules hors de leur période de reproduction. Il est donc possible que leurs estimations ne correspondent plus à la valeur nutritive réelle des moules au printemps, lorsqu'elles se reproduisent.

En général, il y a peu d'études qui appuient complètement les prévisions du modèle des proies. Le manquement le plus communément rapporté est que des proies qui devraient être exclues du régime optimal sont acceptées occasionnellement : l'animal démontre une « **préférence partielle** ». Ces différences entre les prédictions et les résultats permettent de formuler des hypothèses à propos des raisons pour ces manquements. C'est l'approche utilisée par Sih et Christensen, qui proposent que les manquements au modèle proviennent surtout du fait qu'il ne tient pas compte des comportements évasifs des proies dans le calcul du régime optimal. La plupart des cas où les prédictions sont soutenues correspondent à des tests avec des proies immobiles (par exemple : graines, masse d'œuf, fleurs, moules). Les prédictions sont plus souvent rejetées lorsque le test fait usage de proies mobiles.



Il ne faut pas croire que l'insuccès d'un modèle invalide l'approche de l'optimisation. Un modèle est un calcul fondé sur un grand nombre de présupposés. Ses prédictions ne tiennent que si ces présupposés sont aussi vrais. Il faut donc s'assurer que les présupposés du modèle tiennent dans les conditions où on teste ses prédictions. De plus, l'hypothèse principale d'un modèle d'optimalité est sa devise de conversion. C'est cette devise qui échoue lorsqu'un modèle n'arrive pas à prédire le comportement.

c) Les autres usages du modèle

Le modèle fournit un nouvel éclairage au phénomène de la coévolution des comportements des prédateurs et des proies. L'évolution des cris d'alarme, par exemple, est problématique dans la mesure où elle soulève la question de savoir comment un comportement qui attire sur soi l'attention d'un prédateur peut être avantageux ? Thomas Getty [5] propose une hypothèse intéressante fondée sur le modèle des proies. Selon lui, une proie qui émet un cri d'alarme informe le prédateur que sa présence a été détectée et qu'il n'a plus l'avantage de la surprise. Elle devient, dans les faits, une proie plus difficile à capturer et donc moins profitable. Selon Getty toujours, si la sélection naturelle a fait en sorte que le prédateur adopte un régime optimal, il est possible qu'une proie qui sonne l'alarme tombe automatiquement à l'extérieur du régime optimal et ne soit plus attaquée. C'est une hypothèse intéressante mais pour laquelle il n'existe pas encore d'appui empirique.

Le **mimétisme Batesien** est un cas où une proie tout à fait nutritive (le mime) ressemble à une autre qui est toxique (le modèle). Ce mimétisme est profitable au mime si sa ressemblance au modèle toxique est suffisante pour que le prédateur le confonde avec le modèle et l'ignore. Il n'est même pas nécessaire que la ressemblance soit parfaite. Il suffit que le délai nécessaire pour reconnaître le mime du modèle soit suffisant pour placer le mime à l'extérieur du régime optimal.



Faites usage du modèle des proies pour formaliser la coévolution des relations plantes-polliniseurs. Dans ce contexte, les plantes font usage des polliniseurs en leur fournissant des substances nutritives à exploiter. La plante a intérêt à manipuler le comportement d'approvisionnement des polliniseurs afin de les fidéliser. Que peut faire la plante pour y arriver ?

Le modèle des proies peut s'appliquer à d'autres ressources. Par exemple, le chercheur britannique Robin Dunbar [6] et ses collègues l'ont utilisé pour décrire le choix de groupes de femelles par des mâles de la chèvre (*Capra hircus*) qui vit en liberté sur l'île de Rhum, au large de l'Écosse. Les mâles célibataires recherchent un groupe de femelles avec qui s'accoupler. Ces groupes sont de deux types. Le groupe le plus profitable est un groupe de femelles sans mâle et à l'intérieur duquel il sera aisément, par conséquent, de copuler avec toutes les femelles. Un groupe de femelles avec un mâle dominant qui les protège est en revanche moins profitable. Pour copuler avec une femelle, il faudra alors qu'il demeure sur place, évite les attaques du dominant et profite de ses occasionnelles inattentions pour copuler avec les rares femelles laissées sans surveillance. La probabilité qu'un mâle choisisse de rester dans un groupe contenant déjà un mâle dépend essentiellement du nombre de groupes sans mâles.

Le modèle peut aussi s'appliquer aux situations où les femelles cherchent des mâles de qualité avec qui copuler. L'acceptation d'un mâle de moindre qualité par une femelle dépendra alors du taux moyen de rencontre attendu pour les mâles de qualité supérieure.

6.4 L'EXPLOITATION OPTIMALE D'UNE PARCELLE

Il est rare que les ressources se distribuent uniformément dans un environnement. La plupart du temps, elles forment des **parcelles** : des concentrations locales séparées par des espaces avec peu ou pas de ressources. Par exemple, le nectar des fleurs a une distribution parcellaire et ce, à plusieurs échelles. Il est dans les fleurs et pas entre elles. Les fleurs se regroupent sur les plantes et pas entre elles. Les plantes elles-mêmes sont rassemblées dans un pré, séparé des autres par des espaces sans pré. Les œufs que portent les femelles ont aussi une distribution parcellaire. Ils se retrouvent dans la femelle, séparés des autres par des espaces sans œufs. Les hôtes sur lesquels une femelle parasitoïde pondra ses œufs se retrouvent souvent en colonies, regroupées sur certaines parties d'une plante. Ainsi, quelles que soient l'échelle et la nature de la ressource, sa distribution est très souvent parcellaire. Nous avons vu à la section précédente que le taux de rencontre d'un prédateur avec ses proies dépend de la densité de ces dernières dans le milieu. Un prédateur, qui cherche ses proies au hasard et les exploite à mesure qu'il les rencontre, voit son taux de rencontre décroître à mesure qu'il réduit la densité des ressources de la parcelle (figure 6.3). Lorsque c'est le cas, il existe un moment pendant l'exploitation où il devient plus profitable de quitter la parcelle pour en chercher une autre. Cette décision,

qui a certainement été l'une des plus étudiées en écologie comportementale, a été modélisée avec l'approche d'optimisation dès 1976 par Eric Charnov [7], qui l'a baptisée le « **théorème de la valeur marginale** ».

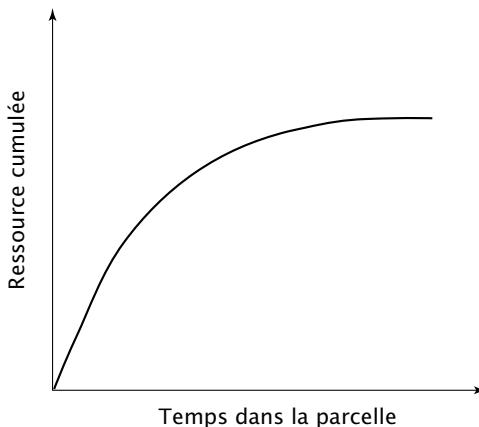


Figure 6.3 - La courbe d'exploitation d'une parcelle.

Le théorème de la valeur marginale suppose que la quantité de ressources cumulées extraites d'une parcelle croît à une vitesse décroissante à mesure que la parcelle s'épuise. Le résultat est une réponse fonctionnelle qui prend l'allure d'une courbe décélérée.

a) Le théorème de la valeur marginale

Lorsque le taux d'exploitation d'une ressource décroît à mesure que l'animal l'exploite (figure 6.3) il arrive inévitablement un moment où le taux instantané d'exploitation est si faible qu'il est plus avantageux d'abandonner cette parcelle et de partir à la recherche d'une nouvelle que de poursuivre son exploitation. Le meilleur moment de quitter une parcelle dépend de la richesse de la prochaine parcelle et du temps qu'il faudra investir pour la trouver. En absence de toute information précise sur la qualité exacte de la prochaine parcelle ou du temps nécessaire pour la trouver, on calcule la **valeur marginale** de l'habitat, c'est-à-dire le taux de récolte obtenu en investissant le temps moyen de recherche pour trouver une parcelle de qualité moyenne. Tant que le taux instantané de récolte dans une parcelle exploitée demeure supérieur à cette valeur marginale, il est préférable de poursuivre l'exploitation de la parcelle. Par contre, dès que le taux dans la présente parcelle atteint la valeur marginale de l'habitat, il est alors préférable de cesser son exploitation et d'en chercher une autre. C'est donc le temps moyen de recherche d'une parcelle et la qualité moyenne d'une parcelle du milieu qui, ensemble, établissent la valeur marginale de l'habitat. Ce taux, et donc le meilleur moment pour cesser l'exploitation d'une parcelle, peut être obtenu par la méthode de la tangente (figure 6.4 A). Le théorème de la valeur marginale prédit qu'un accroissement du temps de recherche entre les parcelles entraîne un accroissement du temps optimal à exploiter la parcelle (figure 6.4 B).

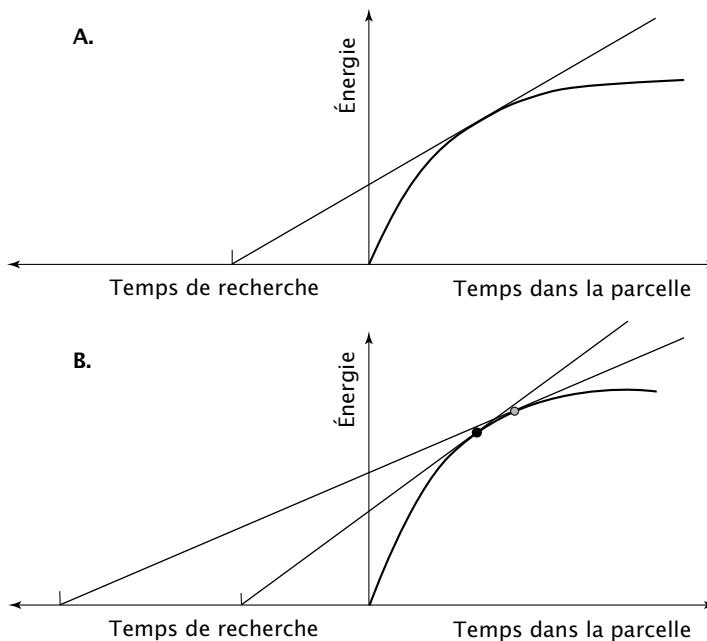


Figure 6.4 – La méthode de la tangente pour obtenir la valeur marginale d'un habitat.

A – L'abscisse est double : à gauche de l'ordonnée, le temps nécessaire pour trouver une parcelle croît vers la gauche, alors qu'à droite de l'ordonnée, le temps passé dans la parcelle croît vers la droite. La marque sur l'axe du temps de recherche correspond au temps moyen qu'il faut pour trouver une parcelle dans cet habitat. La courbe représente la quantité d'énergie cumulée qui peut être extraite d'une parcelle moyenne de cet habitat. Toute droite tirée à partir du temps de recherche moyen et qui coupe la courbe à un point aura une pente correspondant au taux de récolte moyen dans cet habitat pour un animal qui exploite une parcelle jusqu'à ce point sur la courbe avant de quitter pour en chercher une autre. Tracer vous-même une ligne à partir du temps de recherche et intercepter un point sur la courbe et vous verrez que c'est la tangente à la courbe d'exploitation moyenne qui donne la plus haute pente et donc le meilleur taux de récolte possible pour cet habitat. La pente de la tangente est appelée la valeur marginale de l'habitat.

B – La méthode de la tangente appliquée à une situation avec deux temps de recherche. On remarque qu'un temps de recherche plus long correspond à une exploitation plus longue d'une parcelle et donc un départ laissant derrière une plus faible densité de ressources.

Prédictions du théorème de la valeur marginale

- 1 – Toutes les parcelles d'un habitat, indépendamment de leur richesse initiale, seront exploitées jusqu'à la même densité d'abandon correspondant à la valeur marginale de l'habitat.
- 2 – L'augmentation du temps moyen nécessaire pour découvrir une autre parcelle allonge le temps d'exploitation des parcelles réduisant ainsi sa densité d'abandon.

b) Tests du modèle

L'exploitation des parcelles de gamètes

La scatophage stercoraire (*Scatophaga stercoraria*) est un diptère qui se reproduit sur la surface des bouses de ruminants. Le mâle s'y rend le premier et attend l'arrivée des femelles qui viennent pour copuler et pondre leurs œufs. Geoff Parker et plusieurs de ses étudiants et collègues de l'université de Liverpool ont, sur plusieurs années, étudié en détail le comportement de copulation de ces mouches. Parker, indépendamment de Charnov, est arrivé à la formulation d'un modèle identique à celui du théorème de la valeur marginale. Dans ce cas, les ressources sont les œufs que contiennent les femelles et le temps de recherche entre deux parcelles correspond à l'intervalle entre la rencontre de deux femelles disposées à copuler. Les femelles qui arrivent sur la bouse contiennent déjà le sperme de copulations précédentes. Lorsqu'un nouveau mâle copule avec elles, il doit déplacer ce sperme rival et, plus longtemps il copulera, plus son sperme sera avantage. Une fois la copulation terminée, il demeure aux côtés de la femelle, empêchant ses rivaux de copuler avec elle jusqu'à ce qu'elle termine la ponte. Ce n'est qu'à ce moment que le mâle partira à la recherche d'une autre femelle. La figure 6.5 montre que la proportion des œufs qui sont fécondés par le sperme d'un mâle en fonction du temps qu'il passe en copulation croît selon une courbe décélérée, comme le suppose le modèle. Le graphique (B) montre la méthode de la tangente appliquée au problème de la durée de copulation. Les flèches en pointillés indiquent le temps de copulation optimal prédict et le temps réel observé. Le temps nécessaire pour trouver une autre femelle est de 156,5 minutes, le temps optimal de copulation est de 41,4 minutes et la durée réelle est de 35,5 minutes.

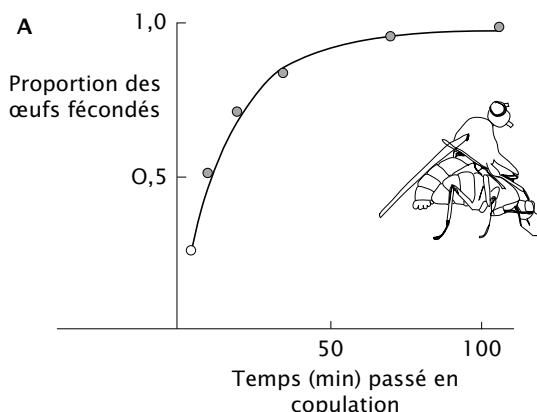


Figure 6.5 – Le temps optimal de copulation.

Modifié de Krebs et Davies (1987) [8].

L'exploitation de parcelles d'hôtes

Les parasitoïdes sont de petits insectes, des guêpes et des mouches surtout, qui pondent leurs œufs sur ou à l'intérieur d'autres arthropodes. Ces œufs se développent en exploitant les tissus de l'hôte sur lequel ils ont été pondus et causent presque toujours sa mort. À cause de cela, les parasitoïdes sont souvent étudiés

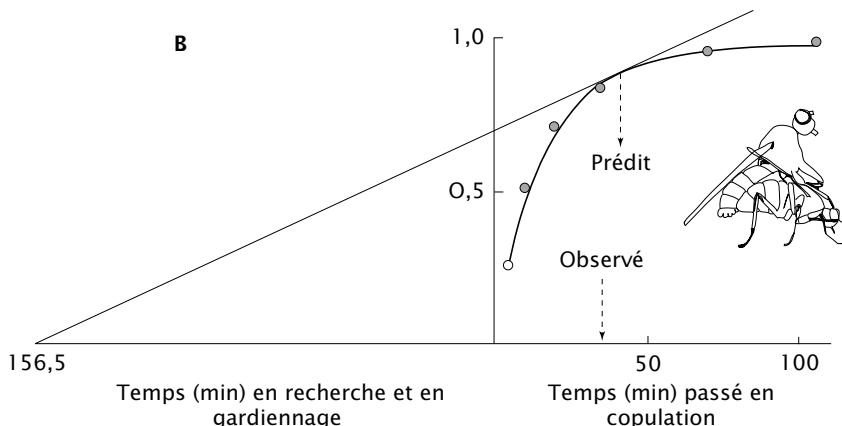
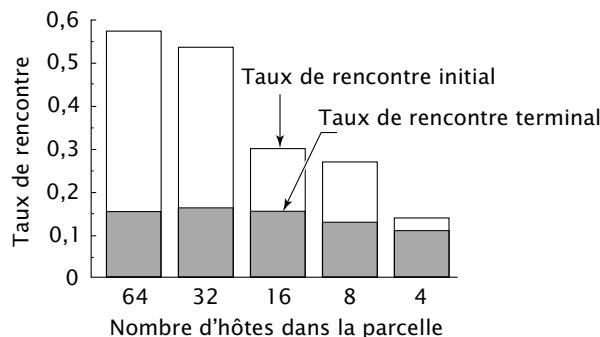


Figure 6.5 - Le temps optimal de copulation. (suite)

Modifié de Krebs et Davies (1987) [8].

et employés en agriculture dans un contexte de contrôle biologique des insectes nuisibles.

Une femelle qui découvre une parcelle d'hôtes recherche les individus sur lesquels pondre. À mesure qu'elle pond, le nombre d'hôtes disponibles décroît et l'intervalle de recherche nécessaire pour découvrir un hôte non parasité s'allonge. À quel moment devrait-elle cesser de pondre dans cette parcelle et partir à la recherche d'une autre ? Évidemment, encore une fois, le théorème de la valeur marginale s'applique.

Figure 6.6 - L'exploitation de l'hôte par la guêpe parasitoïde *V. canescens*.

Les histogrammes blancs indiquent le taux de rencontre au moment où les guêpes arrivent à une parcelle, les histogrammes noirs, le taux au moment où elles la quittent. Modifiés d'Hubbard et Cook (1978).

Les premières expériences qui font usage de l'approche d'optimisation sur la recherche d'hôtes par les parasitoïdes sont celles des Britanniques Hubbard et Cook [9], en 1978. Ils étudiaient la guêpe parasitoïde *Venturia canescens* qui pond ses œufs dans les Chenilles de papillons se développant dans les produits du blé, tel le son. Les guêpes sont observées pendant qu'elles cherchent des hôtes répartis dans cinq

parcelles contenant 64, 32, 16, 8 ou 4 hôtes, maintenus dans des pétris et dissimulés sous une couche de son. Comme le modèle le prédit, chaque parcelle fut exploitée jusqu'à la même densité d'abandon et elles contenaient donc toutes, après le passage du parasitoïde, à peu près le même nombre de chenilles non parasitées (figure 6.6).

L'exploitation de parcelles alimentaires

La plupart des études sur le théorème de la valeur marginale portent sur des ressources alimentaires. Alejandro Kacelnik, de l'université d'Oxford, étudie le comportement d'approvisionnement de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) depuis plusieurs années. Pour nourrir leurs jeunes oisillons, les parents amassent des larves d'insectes qu'ils obtiennent en sondant le sol. Ils peuvent transporter plusieurs proies à la fois dans leur bec mais il devient de plus en plus difficile d'en ajouter à mesure que le bec se remplit. L'oiseau doit décider à quel moment il est profitable de retourner nourrir les jeunes. Il s'agit là d'une variante du théorème de la valeur marginale car il comporte le transport de charges de ressources vers un lieu central, où elles sont soit consommées, soit engrangées, soit enfin données aux jeunes. Il s'agit d'un cas d'**approvisionnement centripète** (*central place foraging* en anglais).

Plusieurs insectes sociaux, fourmis, abeilles, bourdons et guêpes, fournissent d'excellents exemples d'approvisionnement centripète en transportant les ressources vers le nid où elles sont engrangées, servent à nourrir le couvain ou bien sont disponibles à un usage collectif.



Kacelnik et son équipe construisent un complexe de nichoirs et laissent une colonie s'y établir. L'expérience débute dès que les parents étourneaux font des allers-retours au nid pour nourrir leurs petits. Ils établissent alors une station d'alimentation que les étourneaux peuvent reconnaître visuellement de très loin. Il s'agit d'une tente à l'intérieur de laquelle se cachent des assistants qui nourrissent les étourneaux *via* un tube dans lequel ils laissent tomber des larves d'insectes. Les étourneaux apprennent rapidement à se poser près de l'extrémité du tuyau pour recueillir les insectes que les assistants laissent tomber à des intervalles de plus en plus longs, afin de générer une courbe d'exploitation décélérée. Ils chronomètrent le temps passé à la station et notent le nombre d'insectes accumulés dans le bec au moment du départ. Ils chronomètrent aussi le temps mis à faire des allers-retours à la colonie.

L'équipe de Kacelnik teste la prédition de l'effet du temps de recherche, dans ce cas-ci, le temps d'un aller-retour entre le nid et la parcelle. Pour manipuler ce temps elle emploie une méthode inusitée. Une fois que les étourneaux d'une colonie ont appris à faire usage d'une station d'alimentation, une équipe d'assistants déplace la colonie pendant la nuit de sorte qu'au levé du jour les étourneaux se retrouvent à une distance plus importante que la veille.

Les résultats avec les étourneaux collent assez bien aux prédictions du modèle (figure 6.7). Les oiseaux transportent de plus grosses charges d'insectes vers le nid à mesure que le temps d'un aller-retour entre la parcelle et le nid augmente. La taille observée des charges (points) est semblable aux charges optimales prédictes (lignes en paliers) à partir du théorème de la valeur marginale.

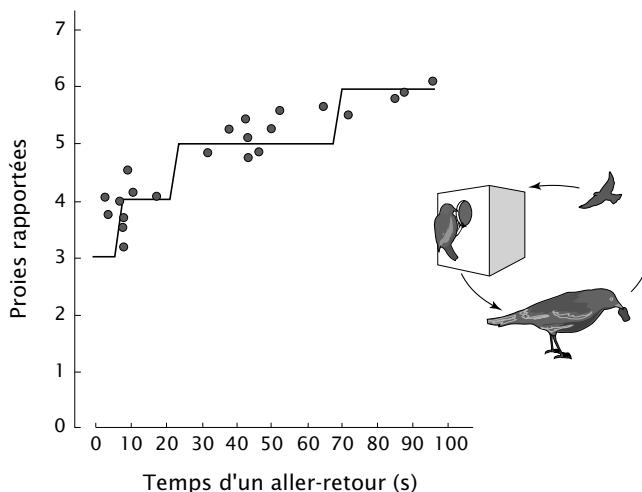


Figure 6.7 – Le nombre de proies rapportées au nid par les étourneaux (*S. vulgaris*).

Adapté de Krebs et Davies (1987).

Évidemment, les études publiées ne sont pas toutes en accord avec les prédictions du modèle. Généralement, elles rapportent un accroissement de l'exploitation avec l'accroissement du temps de recherche, ce qui est au moins en accord qualitatif avec le modèle. Mais, compte tenu du niveau de simplification du modèle, doit-on s'étonner que ses prédictions soient imparfaites ? En 1986, on a répertorié pas moins de 38 tests publiés sur le théorème de la valeur marginale, dont quatre seulement (11 %) présentent des résultats totalement en désaccord avec le modèle. La plupart des études trouvent un accord qualitatif avec le modèle mais des différences quantitatives importantes. Des 26 études quantitatives recensées par Peter Nonacs [10], toutes trouvent que l'animal tend à surexploiter la parcelle par rapport aux prédictions du modèle. Le modèle semble tenir la route, du moins qualitativement. Comme ce fut le cas pour le modèle du choix des ressources, il sera nécessaire de modifier le modèle pour l'adapter aux conditions précises de chaque animal.

6.5 EXPLOITATION ET COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE

Jusqu'ici, l'approche d'optimisation que nous utilisions nous permettait de chiffrer le rendement de chaque stratégie pour identifier la plus profitable. Ces calculs sont rendus difficiles lorsque le rendement d'une stratégie dépend aussi de la stratégie des autres individus. Par exemple, s'il s'agit de prédire laquelle de deux parcelles un individu exploitera, il suffit de mesurer le rendement qu'il aurait à l'une et à l'autre et de prédire qu'il ira à celle qui lui donne le plus haut rendement. Mais s'il s'agit de trois individus qui doivent choisir entre ces deux parcelles simultanément, la prédiction est plus hasardeuse car le rendement d'une parcelle dépend alors du nombre d'individus qui choisissent de l'exploiter (tableau 6.1). Pour chiffrer le rendement d'une

stratégie, il faut donc savoir ce que les autres décident. Si deux individus choisissent la parcelle A, alors la parcelle B offrira le plus haut rendement (tableau 6.1). Par contre, si chaque parcelle est exploitée par un individu, c'est la parcelle A qui sera la plus rentable (tableau 6.1). Aussi simple soit-elle, l'analyse que nous venons de faire fait partie techniquement de ce qui se nomme la **théorie des jeux**. Le choix de la parcelle est un jeu dès lors que le rendement d'une stratégie dépend de la stratégie des autres. Dans le cadre de l'exploitation des ressources, nous survolerons le choix des parcelles en situation compétitive. Imaginons un cas hypothétique où le problème consiste à répartir trois individus sur deux parcelles, de manière à maximiser le rendement de chacun. Les rendements exprimés dans le tableau 6.1 sont ceux anticipés pour le troisième individu compte tenu des décisions possibles des deux premiers.

Tableau 6.1 – Un cas hypothétique où le rendement d'une stratégie de choix dépend du choix des autres.

DÉCISION DU 3 ^e INDIVIDU			
ALLER À LA PARCELLE A		ALLER À LA PARCELLE B	
	Rendement de A		Rendement de B
0 individu à A	2	0 individu à B	1
1 individu à A	1	1 individu à B	0,5
2 individus à A	0,67	2 individus à B	0,33

a) La distribution idéale libre

La question que nous venons d'aborder sur la répartition des consommateurs sur les parcelles a été formalisée dans le cadre d'un modèle de choix de l'habitat pour des oiseaux migrateurs qui s'établissent au printemps : il s'agit du modèle de la **distribution idéale libre**. Ce modèle s'applique aussi à une échelle spatiale plus réduite : celle de la répartition sur les parcelles d'un habitat. Il suppose que chaque animal est « **idéal** », dans la mesure où il connaît avec justesse la parcelle qui lui sera la plus profitable. De plus, il suppose que les animaux sont « **libres** », c'est-à-dire qu'ils peuvent sans entraves aller vers la parcelle de leur choix. Lorsque les animaux sont libres et idéaux, leur distribution entre les parcelles d'un habitat devient prévisible.

Prenons à titre d'exemple une situation où une population de 21 individus se répartit sur deux parcelles de qualités différentes (figure 6.8). À chaque fois qu'un individu s'établit dans une parcelle, il en réduit la valeur pour les autres puisqu'il y accapare une part des ressources. Dans le cas illustré à la figure 6.8, la parcelle A contient au départ plus de ressources que la parcelle B. Supposons que les individus s'y établissent séquentiellement et que chacun est libre et idéal. La répartition des 21 individus sera stable, c'est-à-dire qu'elle n'aura aucune tendance spontanée à se modifier, dans la mesure où aucun des individus ne peut faire mieux en gagnant l'autre parcelle. Cette répartition stable se reconnaît à l'égalité du rendement obtenu par les individus à chacune des parcelles (figure 6.8).

Cette prédiction de rendement égal peut sembler paradoxale dans la mesure où la parcelle A est pourtant initialement supérieure à la parcelle B. Dans une situation sociale, cependant, la parcelle la plus riche attirera toujours plus de consommateurs que la plus pauvre. En fait, le modèle de la distribution idéale libre prédit que chaque parcelle attirera des consommateurs en proportion des ressources qu'elle contient. Si les individus sont libres et idéaux, une fois répartis entre les parcelles disponibles, ils auront tous le même taux de gain de ressource.

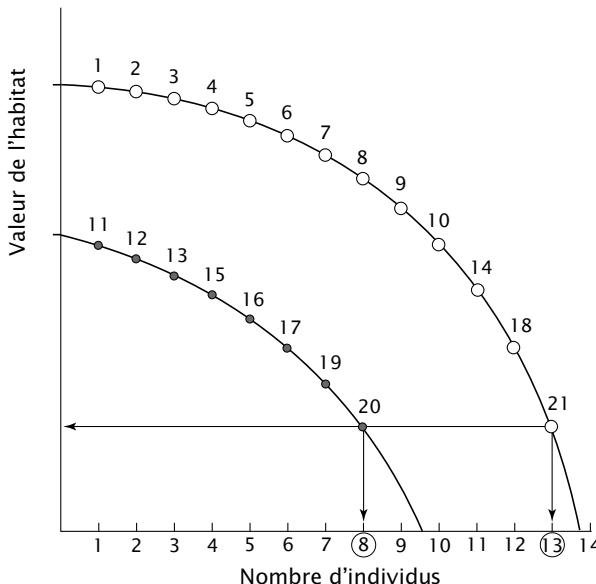


Figure 6.8 – La valeur des parcelles et la distribution idéale libre.

Deux courbes indiquent la valeur en termes de ressources de deux parcelles en fonction du nombre de compétiteurs qui les exploitent. Les chiffres au-dessus des courbes indiquent l'ordre dans lequel les individus arrivant de l'extérieur se distribuent à chacune des parcelles. Les dix premiers vont à la parcelle A jusqu'à ce qu'ils en réduisent la valeur à celle de la parcelle B. Les individus suivants alterneront entre les deux parcelles et un équilibre sera atteint lorsque, tous les animaux ayant choisi une parcelle, les gains seront les mêmes pour tous les individus aux deux parcelles. Dans l'exemple illustré, la distribution d'équilibre de la population de 21 individus est de 13 à la parcelle A et 8 à la parcelle B. Cette distribution correspond à une distribution idéale libre.

La prédiction de la distribution idéale et libre

Lorsque les consommateurs sont libres et idéaux, la proportion de la population dans une parcelle correspondra exactement à la proportion de toutes les ressources contenues dans cette parcelle.

À l'équilibre, tous les consommateurs bénéficient du même taux de récolte indépendamment de la qualité initiale de la parcelle qu'ils occupent.

Les épinoches libres et idéales

Il revient au chercheur allemand Manfred Milinski d'avoir le premier testé ce modèle dans le contexte de la répartition sur des parcelles de nourriture [11]. Pour cela, il fait usage d'un groupe de six épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) et des daphnies (*Daphnia magna*). Il simule des parcelles de proies dérivantes à chaque extrémité d'un aquarium : l'une fournit 0,5 daphnie/s alors que l'autre produit 0,1 daphnie/s. Il observe le nombre d'épinoches occupant l'une et l'autre extrémité de l'aquarium à des intervalles d'une minute. Dans un deuxième temps, il maintient le taux de la parcelle la plus riche (0,5 daphnie/s) mais accroît celui de l'autre à 0,25 daphnie/s. Si les épinoches choisissent la parcelle à exploiter comme l'entend la distribution idéale libre, alors dans la première expérience, lorsque le rapport de la richesse des parcelles est de 5 pour 1 (0,5/s vs 0,1/s), on devrait dénombrer 5 individus occupant la parcelle riche et un seul occupant la pauvre. C'est exactement ce qu'observe Milinski (figure 6.9). Dans la deuxième expérience, le rapport des parcelles est de 2 pour 1 (0,5/s vs 0,25/s) et on s'attend donc à trouver une distribution de 4 épinoches occupant la parcelle riche et deux occupant la pauvre. C'est encore une fois exactement le résultat qu'il obtient (figure 6.9).

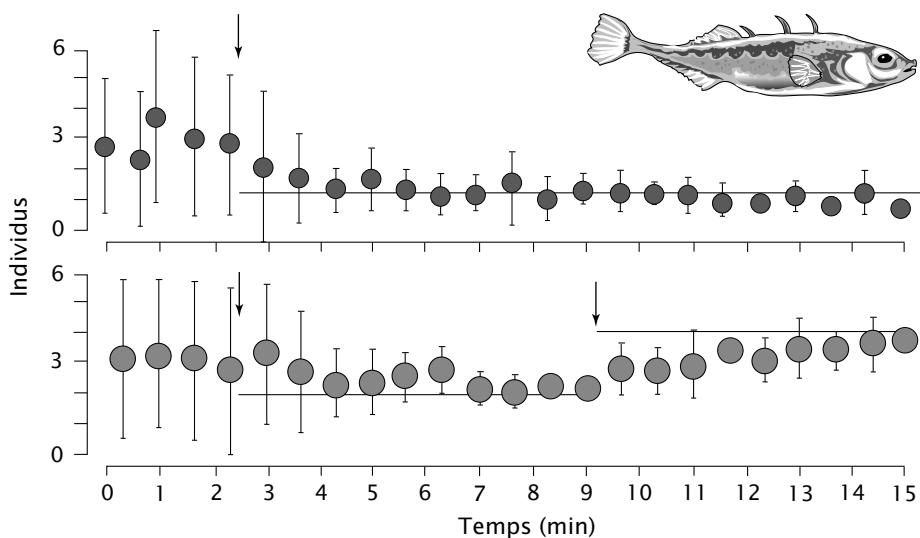


Figure 6.9 – Résultat d'une expérience sur la répartition de six épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) à deux parcelles de daphnies avec des taux d'arrivée différents.

Les points montrent le nombre d'individus observés dans la parcelle la plus pauvre en fonction du temps à mesure que progresse l'essai. La ligne horizontale dans le graphique montre le nombre attendu d'épinoches dans cette parcelle par une distribution idéale libre. Les flèches verticales pointant vers le bas indiquent les moments au cours de l'expérience où la valeur des parcelles est modifiée. Avant la première flèche, les deux parcelles ont la même valeur. En haut : la parcelle pauvre offre deux fois moins de daphnies que la parcelle riche, de sorte que l'on y prédit deux fois moins d'épinoches (soit 2 et 4 individus respectivement dans la parcelle pauvre et la parcelle riche). En bas : la même manipulation est illustrée, sauf qu'à la minute 9 les qualités des deux parcelles sont inversées. Modifié de Danchin *et al.*, 2005 [12].

Il est tout à fait remarquable qu'un modèle si simple arrive à prédire avec tant de précision la répartition des consommateurs entre les parcelles. Bien sûr, la vaste majorité des recherches sur la distribution idéale libre ne montre pas une concordance aussi parfaite entre les prévisions et les observations. Le plus souvent, il manque de consommateurs dans les parcelles riches et il y en a plus que prévu dans les parcelles pauvres. Il existe plusieurs explications à ces déviations systématiques du modèle. Elles exigent de porter une attention plus précise aux mécanismes proximaux qui permettent aux animaux de se répartir sur des parcelles de qualités différentes.

Au début de ce chapitre, on apprenait que l'approche d'optimalité est fondée sur la supposition que les animaux sont dotés de capacités cognitives spécialisées qui leur permettent de reconnaître les options les plus profitables. Nous avons vu au cours de ce chapitre que cette supposition demeure raisonnable dans la mesure où les animaux semblent effectivement se comporter comme le prédisent les modèles. Cependant, les déviations systématiques qui sont notées dans tous les cas, qu'il s'agisse des préférences partielles dans le choix des proies, de la surexploitation des parcelles du théorème de la valeur marginale ou de la sous-représentation des consommateurs dans les parcelles les plus riches de la distribution idéale libre, indiquent toutes l'urgence pour les chercheurs d'étudier maintenant de manière plus approfondie ces mécanismes cognitifs dont ils supposent l'existence. Il faut savoir comment les prédateurs reconnaissent leur proie et comment ils en évaluent réellement la profitabilité, comment ils estiment leur taux instantané d'exploitation d'une parcelle. Dans ce contexte, les sujets que nous avons abordés aux chapitres précédents sont particulièrement pertinents.

Points clefs

- Une ressource est un élément ou une denrée nécessaire à la survie et la reproduction. Elle a de particulier que son usage par un individu en réduit l'utilité pour les autres. Il peut s'agir de denrées consommables, d'éléments exploitables ou de produits et services fournis par le travail des autres.
- Le principe d'optimisation s'applique aux comportements d'approvisionnement, c'est-à-dire aux comportements qui servent à chercher et exploiter/consommer les ressources. L'optimisation permet de chiffrer la valeur biologique d'un choix en l'exprimant dans une devise de conversion. Dans le cas de ressources alimentaires, la devise de conversion la plus commune est le taux de récolte énergétique E/T.
- Le modèle du choix optimal des proies définit la profitabilité d'une proie en fonction de son contenu énergétique en rapport à son temps de manipulation. Le modèle prédit l'inclusion ou non de proies rencontrées séquentiellement selon leur abondance dans le milieu. L'inclusion d'une proie ne dépend pas de sa propre abondance mais bien de celle des proies plus profitables qu'elle. Lorsqu'une proie est acceptable elle devrait toujours l'être et le modèle ne prévoit pas de préférences partielles.

Points clefs

- Le modèle des proies peut servir à expliquer l'évolution des cris d'alarme, du mimétisme Batesien et même du choix des partenaires sexuels.
- Le théorème de la valeur marginale prédit le moment opportun de quitter une parcelle pour en rechercher une autre. Il prédit que toutes les parcelles d'un milieu seront exploitées jusqu'à la même densité d'abandon et cette densité d'abandon sera d'autant plus faible que le temps nécessaire pour découvrir une parcelle de remplacement sera élevé.
- Lorsqu'elle est appliquée à des situations compétitives, l'approche d'optimisation simple devient inefficace car elle n'est pas en mesure de tenir compte des effets des autres sur le rendement d'une décision. Il faut alors adopter une approche d'analyse par la théorie des jeux et rechercher une solution stable.
- Les individus idéaux savent avec justesse laquelle des parcelles offre le plus haut rendement. Si en plus ils sont libres, ils adopteront une distribution stable caractérisée par l'égalité des rendements pour tous.

Pour en savoir plus

KREBS J.R. et DAVIES N.B., *An Introduction to Behavioural Ecology*, 2^e édition, Sinauer Associates Inc, Sunderland, États-Unis, 1987. Surtout le chapitre 2.

STEPHENS D.W., BROWN J. S. et YDENBERG R.C., *Foraging : Behavior and Ecology*, University of Chicago Press, Chicago, États-Unis, 2008.

GIRALDEAU L.-A. et CARACO T., *Social Foraging Theory*, Princeton University Press, Princeton, États-Unis, 2000.

Questions de révision

6.1 Pour connaître le comportement de choix d'hôte d'une guêpe parasitoïde, un chercheur fait des tests de préférence en laboratoire, en plaçant trois hôtes de stades larvaires différents dans une vase de pétri. Il y ajoute un parasitoïde et note son premier choix. En répétant cette expérience plusieurs fois, il note que les parasitoïdes préfèrent les larves de stade 2 qu'ils choisissent plus souvent que celles de stade 1 ou 3. Il conclut qu'en nature ces parasitoïdes se concentreront donc surtout sur les larves de stade 2. Commentez ce travail à partir de ce qui a été expliqué dans le contexte du choix optimal des ressources.

6.2 Le modèle du choix des proies est testé chez l'abeille domestique. Le modèle prédit que l'abeille devrait toujours accepter les fleurs de l'espèce bleue et celles de l'espèce orangée mais jamais celles de l'espèce jaune. Le chercheur rapporte qu'il trouve des préférences partielles. Expliquez ce qu'est une préférence partielle et si cela permet de rejeter le modèle d'optimalité. Pouvez-vous proposer une explication pour cette préférence partielle ?

6.3 Sachant que le chargement d'un camion se fait à un taux décroissant à mesure qu'il se remplit, faites usage du théorème de la valeur marginale pour analyser le problème du déménageur qui doit décider à quel moment il est préférable de cesser le chargement du camion pour aller porter le matériel à l'autre appartement.

6.4 Dans un supermarché trois personnes travaillent aux caisses. L'une est très expérimentée et travaille très rapidement, les deux autres sont plus lentes. Faites usage de la distribution idéale libre pour expliquer la répartition des consommateurs aux trois queues qui se forment aux caisses. Le temps d'attente sera-t-il plus court à la caissière plus rapide ? Justifiez votre réponse.

Réponses

6.1 Le modèle du choix des ressources prédit que les préférences relèvent de décisions d'exploitation. Le choix en nature dépend non seulement de la profitabilité d'une ressource mais aussi de l'abondance des proies plus profitables. Sans cette information, il serait risqué d'extrapoler la préférence du parasitoïde observé au laboratoire au choix qu'il fera en nature.

6.2 Une préférence partielle suppose que l'abeille accepte quelquefois de butiner les fleurs jaunes qu'elle devrait pourtant toujours ignorer. Ce résultat ne rejette pas le modèle d'optimalité mais indique qu'il serait nécessaire de vérifier si les présuppositions du modèle s'appliquent aux conditions du test, voire modifier la devise de conversion. Une explication possible à cette préférence partielle serait que l'abeille a du mal à distinguer certaines fleurs jaunes des fleurs de l'espèce orangée, il s'agirait donc d'une erreur de perception.

6.3 On suppose que le déménageur cherche à maximiser la quantité déplacée par unité de temps. Le temps se divise en temps nécessaire pour charger le camion et le temps nécessaire pour se rendre d'un appartement à l'autre. Si les appartements sont très près, il serait inefficace de passer trop de temps à tenter de remplir complètement le camion. Il serait plus efficace de le remplir rapidement et partiellement quitte à faire quelques allers-retours. Si les appartements sont très éloignés, alors le temps de transport sera important et il est sans doute plus efficace de passer plus de temps à charger le camion afin de minimiser le nombre d'allers-retours à effectuer.

6.4 Pour analyser ce problème, il faut supposer que chaque personne désire minimiser le temps passé à attendre en queue, que les consommateurs sont idéaux et libres, c'est-à-dire qu'ils peuvent évaluer avec justesse la vitesse de chaque caissière et le

Chapitre 6 • L'exploitation des ressources

temps qu'ils devront attendre à chaque queue. De plus, il n'existe aucune entrave à leur choix de se placer dans une queue ou dans l'autre. Dans un tel cas, chaque consommateur se distribuera à la queue qui, au moment de son choix, semble offrir le temps d'attente le plus court. La queue à la caissière la plus rapide s'allongera jusqu'à ce que le temps d'attente devienne plus court aux autres caisses. Une distribution d'équilibre sera atteinte lorsque le temps d'attente de chaque queue sera le même, même si la longueur des queues est différente en fonction de la vitesse de chacune des caissières.

AGGRESSION ET DÉFENSE DES RESSOURCES

7

PLAN

- 7.1 Combats dangereux et combats rituels
- 7.2 Une approche par les jeux
- 7.3 Ce qui rend les ressources défendables

OBJECTIFS

- Savoir définir l'agression et apprendre ce qui caractérise une escalade.
- Comprendre les fondements du jeu faucon-colombe et être capable d'en trouver la stratégie évolutivement stable.
- Savoir quels sont les paramètres qui déterminent si une ressource est économiquement défendable ou non.
- Apprendre qu'il existe des stratégies alternatives qui permettent de contourner l'agression et dont le maintien à l'intérieur des populations peut être expliqué soit par le mécanisme de sélection condition-dépendante, soit par celui de sélection fréquence-dépendante.

Il est aisément de reconnaître une situation d'agression : deux individus se confrontent en faisant usage de comportements dont l'objectif est de dominer ou d'écartier un rival soit en faisant usage de force physique, soit simplement en menaçant de le faire. L'agression a été répertoriée chez une vaste gamme de groupes taxinomiques et peut prendre des formes très diverses selon l'espèce et le contexte. Dans certains cas, il peut s'agir de la morsure d'un rat engagé dans un corps à corps avec un rival, de ruades de boucs qui tentent d'écartier leurs rivaux, de la piqûre d'un frelon qui défend son nid contre une reine étrangère ou même de lents matchs de poussées de deux polychètes qui tentent d'obtenir l'exclusivité d'un terrier. Dans d'autres cas, ce peut être plus subtil et prendre la forme de postures de menaçantes. La diversité des formes et des espèces rend difficile toute généralisation au sujet des mécanismes proximaux et des déclencheurs. Il nous sera donc plus utile de chercher ces généralités à partir de l'étude de son utilité et donc des circonstances écologiques qui en favorisent l'expression. Nous aborderons ici, dans un premier temps, les facteurs qui promeuvent l'usage de rituels agressifs avant d'explorer ceux qui mènent à l'établissement de la territorialité et de la défense de ressources ponctuelles.

L'aggression

L'aggression est un ensemble de comportements dont l'utilité est de dominer ou d'évincer un rival par la force physique, soit en lui infligeant des blessures, soit en démontrant sa capacité à le faire.

7.1 COMBATS DANGEREUX ET COMBATS RITUELS

La plupart des combats débutent avec des comportements de faible intensité, qui ont peu de chance de blesser l'adversaire. Il arrive que ces combats passent ensuite à un niveau un peu plus intense où les gestes semblent devenir plus coûteux et les risques de blessures un peu plus élevés. Enfin, un combat peut se poursuivre et monter d'un cran alors que les gestes utilisés sont à la fois coûteux et dangereux. On appelle cette progression d'intensité une **escalade**.

Quelquefois, l'escalade est fulgurante, les adversaires passent alors rapidement à un niveau dangereux. C'est le cas, par exemple, d'araignées mâles à la recherche d'une partenaire sexuelle. Lorsque deux mâles se rencontrent, ils s'agrippent presque immédiatement l'un à l'autre dans un corps à corps où ils tentent de se mordre, y perdant souvent des pattes et subissant des blessures importantes. Les mâles de la rainette de Rosenberg (*Hyla rosenbergi*) défendent les nids qu'ils construisent. Cette défense comprend un certain nombre de chants mais aussi des corps à corps dangereux. Chaque mâle possède à l'extrémité de chacun de ses pouces une griffe acérée qu'il dirige vers les yeux et les tympans de son adversaire pendant un combat. Il est commun de trouver des traces de blessures sur la plupart des mâles d'une population et il arrive même qu'au cours d'un combat, un mâle tue son adversaire de sa griffe, ce qui permet au vainqueur de s'accoupler avec le plus grand nombre de femelles.

Quelquefois, l'escalade est plus graduelle. Chez le cerf élaphe, les mâles en rut brament incessamment. Plusieurs confrontations entre mâles se règlent suite à un de ces concours sonores qui, bien qu'exigeants, n'infligent aucune blessure. Un certain nombre de ces confrontations sonores se terminent en match nul, aucun vainqueur ne pouvant dans ce cas être distingué. La confrontation doit passer alors à un niveau d'escalade plus avancé, la marche parallèle. Lors de cette marche, deux rivaux se toisent pendant qu'ils se déplacent côté à côté sur le flanc cahoteux d'une colline. Plusieurs confrontations se terminent à ce stade, un des deux rivaux acceptant la défaite. Néanmoins, une fraction de ces altercations demeure sans vainqueur et passera donc encore à un stade plus intense, qui augmente le risque de blessure. Les adversaires se placent face à face et s'engagent dans un duel passablement ritualisé mais néanmoins dangereux, durant lequel ils croisent lentement leurs bois et se repoussent mutuellement. 23 % des mâles âgés de plus de 5 ans montrent des signes de blessures. Certains sont borgnes, d'autres ont des blessures aux pattes ou des bois brisés, et au total, 6 % se retrouvent avec des blessures permanentes. Les cerfs victorieux, comme les rainettes de Rosenberg, obtiennent un accès privilégié aux femelles.

L'exemple du cerf élaphe démontre cependant que ce ne sont pas toutes les confrontations qui s'intensifient jusqu'à la blessure. Un adversaire peut se retirer à tout moment se soumettant à l'autre ou acceptant sa défaite avant d'être blessé. Alors

qu'il est ais  de comprendre pourquoi un individu accepte sa d faite une fois bless , il est moins facile d'expliquer en termes  volutifs pourquoi un animal accepterait la d faite   la simple vue des postures ritualis es de son adversaire. Lorenz [1] eut   ce sujet une intuition  tonnante :

« Les combats codifi s entre Vert br s sont un bel exemple de comportement analogue   la morale humaine. Toute l'organisation de ces combats semble avoir pour but la fonction la plus importante de la lutte entre rivaux, c'est- -dire d' tablir qui est le plus fort, sans trop endommager le plus faible. »

Fid le aux explications  volutives de son  poque, Lorenz [2] propose que ces combats qui s'ach vent sans blessure profitent aux esp ces qui r glement ainsi les conflits individuels sans gaspiller d'individus en les blessant inutilement.

« ... il est toujours avantageux pour l'avenir de l'esp ce, que de deux rivaux, le plus fort conqui re le territoire ou la femelle convoit e ».



Nous avons vu au chapitre 5   quel point ces arguments « pour le bien de l'esp ce » posent probl me. Cette forme de s lection n cessite des conditions si  triqu es qu'elle n'offre pas une explication plausible aux combats qui s'ach vent sans blessure. En effet, on imagine facilement le sort d'une population enti rement compos e d'individus qui r glement leurs diff rends   partir de postures ritualis es,   l'apparition d'un mutant agressif qui refuse syst matiquement la d faite tant qu'il n'est pas bless . Il semble  vident que cet individu aura plus souvent acc s aux ressources convoit es et qu'en cons quence, sa descendance remplacera rapidement celle des opposants rituels. C'est donc   partir de consid rations fond es sur la s lection individuelle qu'il faut maintenant pouvoir expliquer l' volution d'individus qui acceptent la d faite   la suite de ces combats ritualis s.

7.2 UNE APPROCHE PAR LES JEUX

Nous avons vu au chapitre 6 qu'il est n cessaire de faire appel   la th orie des jeux pour analyser les situations o  la cons quence d'une action d pend de l'action effectu e par les autres membres de la population. S'il existe un syst me comportemental o  la cons quence de l'usage d'un comportement d pend du comportement utilis  par les autres, c'est bien l'agression. L'efficacit  d'une parade ritualis e d pend en effet de la strat gie qu'elle doit affronter. Confront e   une strat gie agressive qui m ne jusqu'  la blessure, elle a moins de succ s que si elle affronte une parade ritualis e semblable   la sienne. Lorsque la strat gie adopt e par les autres affecte le rendement d'une strat gie en particulier, il devient plus compliqu  d' tablir l'alternative la plus profitable. Les calculs d'optimisation qui ont  t  utilis s au chapitre précédent doivent c der le pas   une analyse diff rente : celle de la **th orie des jeux**.

La th orie des jeux fut d velopp e   l'origine par les  conomistes math m ticiens John von Neumann (1903-1957) et Oskar Morgenstern (1902-1977), de l'universit  Princeton aux  tats-Unis, pour l'analyse de probl mes  conomiques. C'est le biologiste John Maynard Smith (1920-2004), de l'universit  de Sussex, qui le premier en fit un usage formel dans un contexte d' volution. Dans ce contexte  volutif, l'analyse ne suppose pas, comme le faisaient les  conomistes, que les opposants cogitent sur les avantages et les d savantages de chaque alternative. Elle suppose plut t que ces

calculs ont été faits indirectement au cours des générations par la sélection naturelle, qui favorise toujours la descendance d'individus ayant adopté la meilleure stratégie possible. Dans une publication avec George R. Price, Maynard Smith [3] présente pour la première fois l'usage de cette théorie des jeux dans le cadre du problème de l'évolution de combats ritualisés dans un contexte de stratégies agressives.

a) Le jeu faucon-colombe

Le problème de l'évolution de parades ritualisées s'analyse à partir d'un jeu évolutif que l'on nomme « faucon-colombe ».



Les stratégies faucon et colombe dénotent les comportements des membres d'une seule et même espèce et non pas une confrontation entre des membres d'espèces différentes.

La stratégie « **colombe** », plus **submissive**, fait usage exclusivement de rituels pour régler ses conflits alors que la stratégie agressive « **faucon** » engage une escalade immédiate, ne se considérant vaincue que si blessée durant l'altercation. Maynard Smith et Price supposent que ces stratégies alternatives correspondent à des génotypes que la sélection favorisera, pourvu qu'ils procurent une aptitude supérieure à leurs rivaux. Ils cherchent donc avec leur analyse quelle est la stratégie qui est en mesure d'envahir totalement la population ou l'espèce, dans la mesure où son rendement dépasse celui de l'alternative. Techniquement, ils cherchent la **stratégie évolutivement stable (SÉS)**, celle qui, une fois répandue dans une population, ne peut permettre à aucune alternative de s'y propager.

Une SÉS

Une stratégie est une SÉS, c'est-à-dire est évolutivement stable, si une fois propagée au sein d'une population, elle ne peut être remplacée par la propagation d'une stratégie alternative.

L'analyse du jeu faucon-colombe nécessite avant tout de définir l'aptitude obtenue par ces deux stratégies, lorsque chacune d'entre elles joue contre elle-même ou contre l'autre. La convention veut que l'expression de ces bénéfices se fasse en indiquant par une lettre chacune des stratégies qui se confrontent (F = faucon, C = colombe). L'ordre dans la parenthèse indique à qui revient le bénéfice. Ainsi le bénéfice d'un faucon confronté à un faucon se lit : E(F, F) alors que le bénéfice d'une colombe jouant contre un faucon se lit E(C, F). On retrouve dans le tableau 7.1 une **matrice des gains** qui décrit les bénéfices de la stratégie indiquée en ligne lorsqu'elle est confrontée à celle spécifiée en colonne.

Pour simplifier l'analyse, on suppose au départ que les rivaux sont d'égale force, que la ressource convoitée est de valeur V et qu'une blessure subie lors de l'altercation inflige le coût C au blessé. V et C se mesurent en unités d'aptitude, ce qui permet de les additionner. Ainsi, obtenir l'accès exclusif à la ressource équivaut à voir son aptitude augmentée de V unités, alors qu'une blessure entraîne une chute d'aptitude de C unités. Lorsque deux individus adoptant la stratégie faucon se confrontent, on

suppose que le joueur en ligne gagne une fois sur deux ; il obtient alors V , alors que dans 50 % des cas au contraire, il perd et subit une blessure C . Son gain vaut donc $E(F, F) = (V - C)/2$. Colombe ne peut jamais soutirer la ressource au faucon, mais en contrepartie ce dernier ne peut jamais blesser un individu adoptant la stratégie colombe car cette stratégie abandonne dès que l'adversaire se montre dangereux. Dans ce cas, $E(C, F) = 0$. Finalement, lorsque deux individus adoptent la stratégie colombe, on suppose qu'ils ont chacun une chance égale de gagner et ne s'infligent jamais de blessure. Par conséquent, $E(C, C) = V/2$.

Tableau 7.1 - Matrice des gains du jeu faucon-colombe.

	FAUCON	COLOMBE
FAUCON	$E(F, F) = (V - C)/2$	$E(F, C) = V$
COLOMBE	$E(C, F) = 0$	$E(C, C) = V/2$

Pour savoir si la stratégie colombe est évolutivement stable, il faut vérifier si, une fois répandue dans la population, elle est capable de résister à l'invasion de la stratégie faucon. Ce n'est pas le cas puisque $E(F, C) = V$ est plus élevé que $E(C, C) = V/2$. La stratégie faucon se propagera donc au sein de la population de colombe, ainsi colombe n'est pas une SÉS.

Le fait que colombe ne soit pas une SÉS, cependant, ne nous assure pas que faucon en soit une. Pour le savoir, il faut effectuer l'analyse inverse et se demander si la stratégie colombe peut se propager dans une population entièrement composée de faucons. La réponse ici est plus nuancée et dépend du rapport entre C et V . Commençons avec le cas où le coût d'une blessure est faible par rapport au gain de la ressource ($C < V$). Les faucons ont alors $E(F, F) = (V - C)/2$ et les colombe ont $E(C, F) = 0$. Dans ce cas, le bénéfice de colombe est toujours inférieur au bénéfice des faucons établis. Colombe ne peut donc pas se propager et faucon, par conséquent, est une SÉS. Cela veut dire que tant et aussi longtemps que $C < V$, tous les individus de la population devraient faire usage de stratégies de combats de type faucon dont l'objectif est de blesser leur adversaire. On s'attend à ce résultat de la sélection naturelle, malgré le gaspillage que dénonçaient les arguments de sélection de groupe de Konrad Lorenz, parce que c'est le seul résultat stable et donc envisageable du point de vue de l'évolution.

En revanche, lorsque le coût infligé par une blessure est plus important que le bénéfice associé à la valeur de la ressource ($C > V$), le bénéfice d'une colombe jouant contre un faucon $E(C, F) = 0$ est supérieur au bénéfice d'un faucon confronté à un autre faucon $E(F, F) = (V - C)/2$. Dans ce cas, faucon n'est donc pas non plus une SÉS puisque les premiers individus jouant colombe dans une population de faucons feront mieux que la stratégie établie (figure 7.2). Dans cette situation apparemment contradictoire, aucune des deux stratégies n'est par conséquent une SÉS pure et on s'attend alors à ce que les deux stratégies coexistent dans la population. La combinaison des deux stratégies définit une stratégie mixte, où la fréquence des deux alternatives est telle qu'elles ont toutes les deux le même succès (encart 7.1).



ENCART 7.1 Comment calculer la fréquence d'équilibre d'une SÉS mixte ?

Lorsque $C > V$, les premiers stratégistes colombe font mieux que les faucons parce que les faucons se blessent très souvent dans les combats qui les opposent, alors que les colombe échappent à ces blessures (figure 7.1). Néanmoins, à mesure que le nombre de colombe augmente dans la population, les faucons rencontrent de moins en moins de faucons et souffrent donc moins de blessures. La progression des colombe permet donc aux faucons de progresser aussi. Les colombe, par conséquent, n'augmenteront pas indéfiniment dans la population car, en favorisant les faucons, elles atteindront une fréquence d'équilibre. À cette fréquence d'équilibre, qui correspond à la valeur d'intersection des deux lignes de la figure 7.1, les bénéfices des faucons et des colombe sont les mêmes, ce qui empêche alors colombe de se propager davantage dans la population. Cette fréquence d'équilibre est évolutivement stable. C'est une SÉS mixte, caractérisée par l'égalité des bénéfices des deux stratégies :

$$pE(F, F) + (1 - p) E(F, C) = (1 - p) E(C, C) + pE(C, F)$$

Dans cette égalité, p représente la proportion d'individus jouant faucon et $(1 - p)$ la proportion d'individus jouant colombe. Ainsi les deux premiers termes correspondent au gain moyen d'un faucon tandis que les deux termes à droite correspondent à celui d'une colombe. En remplaçant chaque expression par sa valeur correspondante dans la matrice de bénéfices on obtient l'équation :

$$p \left(\frac{V - C}{2} \right) + (1 - p)V = p \times 0 + (1 - p) \frac{V}{2},$$

ce qui après simplification algébrique donne :

$$p^* = V/C$$

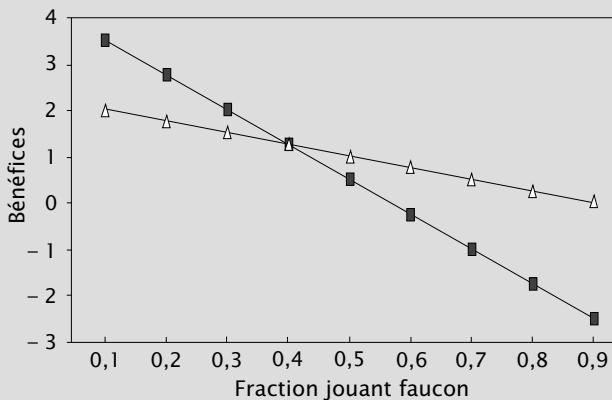


Figure 7.1 – Fréquence d'équilibre du jeu faucon-colombe.

Les bénéfices obtenus par les stratégies faucons (carrés) et colombe (triangles) en fonction de la fraction de la population jouant faucon (p). Lorsque les faucons sont très nombreux, colombe fait mieux que faucon car elle évite les blessures. Vers la gauche, les colombe sont communes et les faucons peuvent en tirer profit, ils se propagent donc dans la population majoritairement colombe. À mesure qu'ils deviennent plus communs, les faucons rencontrent de plus en plus de faucons et ils se blessent plus souvent, ce qui fait diminuer leur avantage sur les colombe. L'intersection des deux droites correspond à la fréquence évolutivement stable de faucons, soit $p^* = V/C$.

Grâce à cette première analyse par théorie des jeux du jeu faucon-colombe, nous avons donc appris qu'en aucun cas une stratégie colombe ne peut exister seule dans une population. Elle ne peut donc jamais être une SÉS pure. Cela est dû au fait qu'une population entièrement composée de colombes ne peut pas résister à la propagation de la stratégie faucon. La stratégie faucon, par contre, peut exister seule en tant que SÉS, lorsque $C < V$. En revanche, lorsque la conséquence d'une blessure est grave en rapport au gain qui découle de l'obtention de la ressource ($C > V$), on s'attend à une population mixte de faucons et de colombes. La proportion de faucons à l'équilibre vaut dans ce cas V/C . Il s'agit d'une SÉS mixte.

Cela revient à dire que les interactions donnant lieu à des combats seront monnaie courante dans les cas où les coûts d'une blessure sont relativement faibles. Ce serait le cas chez les espèces dont les caractéristiques morphologiques ne permettent pas d'infliger des blessures sérieuses, telles que des serpents non venimeux, des animaux à carapaces ou dépourvus d'armes comme des griffes ou des dents acérées. On s'attend à ce que les combats chez ces espèces prennent l'allure de corps à corps violents, accompagnés de tentatives de blessures infligées à l'adversaire. Évidemment, on s'attend au même phénomène lorsque les ressources ont une valeur démesurée en termes d'aptitude. Ce serait le cas, par exemple, chez les animaux engagés dans un combat pour l'accès à une rare opportunité de se reproduire.

 Dans le cas d'une SÉS mixte, il est possible comme le supposaient Maynard Smith et Price que les stratégies soient déterminées génétiquement et que chaque individu, par conséquent, n'en adopte qu'une seule. Néanmoins, la fréquence d'équilibre attendue est la même si l'on suppose que chaque individu est capable d'alterner entre les deux stratégies. Dans ce cas, on s'attend à ce que la population à l'équilibre soit composée d'individus qui adoptent la stratégie faucon avec une fréquence p^* et la stratégie Colombe avec une fréquence $(1 - p^*)$.

b) Opposants de forces inégales

Le jeu précédent n'est qu'une tentative préliminaire d'explication d'évolution des stratégies où les adversaires de force égale cessent de combattre avant de passer à un niveau d'escalade supérieur pouvant mener jusqu'à la blessure. Il est peu probable néanmoins que deux opposants soient dans les faits de force égale. Lorsque les adversaires sont inégaux, l'individu le plus fort devrait tirer avantage de l'asymétrie et faire usage de la stratégie faucon qui, compte tenu de sa supériorité, l'assure d'un moindre risque de blessure. Introduisons donc une asymétrie de force entre les rivaux et examinons le sort d'une troisième stratégie, « évaluateur », qui joue faucon si elle s'évalue plus forte que l'adversaire ou colombe dans le cas inverse (tableau 7.2).

Tableau 7.2 – Matrice des gains du jeu faucon-colombe-évaluateur.

	FAUCON	COLOMBE	ÉVALUATEUR
FAUCON	$E(F, F) = 0,5(V - C)$	$E(F, C) = V$	$E(F, \bar{E}) = 0,5(V - C)$
COLOMBE	$E(C, F) = 0$	$E(C, C) = 0,5V$	$E(C, \bar{E}) = 0,25V$
ÉVALUATEUR	$E(\bar{E}, F) = 0,5V$	$E(\bar{E}, C) = 0,75V$	$E(\bar{E}, \bar{E}) = 0,5(V)$

Pour savoir si la stratégie évaluateur est une SÉS, il faut avant tout savoir si elle peut se propager au sein d'une population de faucons. Le faucon joue toujours faucon mais l'évaluateur ne jouera faucon que s'il s'estime être le plus fort. L'entrée dans la cellule $E(\bar{E}, F)$ du tableau 7.2 suppose pour les besoins de l'argument que cela se produit 50 % du temps. Lorsque l'évaluateur est plus fort, il gagne systématiquement contre le faucon qui, lui, sera blessé assurément. Dans le cas où l'évaluateur est plus faible, il opte pour la stratégie colombe et abandonne avant d'être blessé. L'évaluateur se propagera donc dans une population de faucon puisque $E(\bar{E}, F) = 0,5 V > E(F, F) = 0,5(V - C)$ (tableau 7.2).

Bien que la stratégie évaluateur puisse se propager, il faut néanmoins savoir si une fois établie, elle est à l'abri d'une propagation de faucons. En d'autres termes, il faut vérifier si $E(F, \bar{E}) = 0,5(V - C) > E(\bar{E}, \bar{E}) = 0,5V$ (tableau 7.2). Évidemment, tant qu'il y a un coût à subir une blessure, le faucon ne pourra jamais se propager dans une population d'évaluateurs. Nous savons déjà que colombe ne peut jamais être une SÉS en soi, mais il faut se demander si elle pourrait se propager au sein d'une population d'évaluateurs. Cela revient à se demander si $E(C, \bar{E}) > E(\bar{E}, \bar{E})$. Étant donné que le gain d'une colombe vaut 0,25 V et celui d'un évaluateur 0,5 V, cette inégalité est toujours fausse. Par conséquent, il est impossible qu'une colombe puisse se propager, même initialement, dans une population d'évaluateurs. On peut donc affirmer qu'évaluateur est une SÉS. Ni faucon, ni colombe ne peuvent se propager au sein d'une population d'évaluateurs. De plus, l'évaluateur sera toujours en mesure de se propager dans une population de faucons car évaluateur évite les blessures.

Quel aspect aura alors une espèce où tous les joueurs adoptent la stratégie évaluateur ? Elle sera composée d'individus qui tentent d'évaluer avec le plus d'exactitude possible la force relative de l'opposant. Une fois cette asymétrie bien évaluée, le plus faible adoptera une stratégie colombe et prendra la fuite avant que l'autre n'ait pu engager l'escalade du faucon et le blesser. Il y aura en apparence des rituels, mais ces rituels n'auront d'autres fonctions que de permettre aux adversaires d'évaluer de manière adéquate leurs forces relatives. Une fois l'asymétrie établie, le combat cessera sans aucune effusion de sang. C'est exactement ce que Lorenz avait observé, sauf que maintenant nous pouvons comprendre que ce rituel a évolué à partir d'un processus de sélection agissant au niveau des individus plutôt que de l'espèce, processus qui fait en sorte que la stratégie évaluateur est une SÉS.

c) Organisation sociale au sein des groupes

Avec le modèle faucon-colombe dont nous venons de discuter, nous ne nous sommes attardés qu'aux interactions dyadiques non répétées. Mais lorsque les animaux vivent en groupe dont la composition est stable, il arrive qu'ils interagissent fréquemment avec les mêmes opposants. Les interactions entre les individus sont donc répétées. Si les individus utilisent toujours une stratégie de type évaluateur pour estimer leurs chances de remporter un combat, des interactions répétées avec les mêmes opposants débouchent le plus souvent sur l'établissement d'une échelle stable de relations dominants-dominés, une **hiérarchie de dominance**. On peut alors affecter à chaque

individu un **rang de dominance**, que l'on mesure à partir de la fréquence et de la nature des interactions dyadiques que l'on observe entre tous les membres du groupe. Ainsi, le statut de dominance d'un individu est corrélé le plus souvent à des attributs qui déterminent sa capacité compétitive, tels que sa taille ou sa masse corporelle. Il arrive néanmoins que ce soit l'âge qui détermine la position des individus au sein de la hiérarchie. Pendant l'établissement de la hiérarchie, les interactions agressives sont fréquentes puisque la plupart d'entre elles impliquent alors des individus qui se rencontrent pour la première fois. On s'attend à ce que les escalades soient plus fréquentes entre des individus qui occuperont des rangs contigus et donc plus difficiles à dépasser. Néanmoins, au fur et à mesure que les rangs de dominance sont établis, les interactions agressives tendent à diminuer.

Hiérarchie de dominance

Une hiérarchie de dominance est une ordination des relations de dominance et de soumission d'un groupe d'individus particulier.

Les hiérarchies de dominance sont répandues chez les animaux sociaux, en particulier chez les insectes, les oiseaux, les poissons et les primates, et elles peuvent dans certains cas aboutir à une division des tâches entre les membres du groupe, où chaque individu a alors un rôle particulier déterminé par son rang de dominance. Une hiérarchie de dominance peut être linéaire : dans ce cas, l'individu le plus dominant, appelé alpha, domine tous les autres membres du groupe, le second individu, appelé beta, domine tous les autres membres du groupe à l'exception de l'individu alpha, et ainsi de suite. Dans certains cas, par contre, seul un individu domine tout le groupe, il s'agit alors d'une hiérarchie despote. Enfin, même si un individu est dominant par rapport à deux autres, ces derniers peuvent former une coalition et acquérir alors ensemble un rang de dominance plus élevé. De telles coalitions sont fréquentes, notamment chez les primates.

Si l'établissement d'une hiérarchie de dominance réduit la fréquence des interactions agressives, elle tend à augmenter les écarts entre individus, en ce qui concerne leur succès reproducteur. En effet, le rang de dominance d'un individu ayant évidemment une influence directe sur sa capacité à acquérir des ressources, les individus les plus dominants obtiennent plus de partenaires reproducteurs, ce qui leur confère un succès reproducteur plus élevé. De plus, chez certaines espèces, la différence de succès reproducteur entre les individus dominants et leurs subordonnés est accentuée par le fait que ces derniers deviennent de moins en moins capables de se reproduire lorsqu'ils deviennent dominés. Cela peut se manifester en particulier par une diminution de la viabilité de leurs spermatozoïdes ou un arrêt de leurs ovulations. Plusieurs mécanismes peuvent être responsables de ces changements. Ils peuvent être dus par exemple à des phénomènes hormonaux ; la position de subordonné est en effet généralement plus stressante que celle de dominant, comme en témoignent souvent des taux élevés de corticoïdes chez les subordonnés. Or ces hormones de stress inhibent les comportements reproducteurs des individus, réduisant alors leur capacité à se reproduire.

De plus, chez certaines espèces, les individus dominants exercent un contrôle direct pour empêcher les subordonnés de se reproduire. C'est le cas, par exemple, du rat-taupe nu (*Heterocephalus glaber*) : plus de 80 % de la reproduction est assurée par la reine de la colonie, qui, par le biais d'agressions répétées envers les femelles subordonnées, inhibe le fonctionnement de leurs gonades.

7.3 CE QUI REND LES RESSOURCES DÉFENDABLES

Jusqu'ici nous avons supposé que les opposants se disputaient une ressource. Il pouvait s'agir de nourriture, d'espace ou même de partenaires sexuels. Cependant, il faut admettre que les combats, même ritualisés, ne sont pas monnaie courante dans le monde animal. Il arrive souvent de voir des animaux manger ensemble sans se battre ou même se menacer. Dans quelles circonstances devons-nous nous attendre à observer des combats agressifs pour des ressources ? C'est l'éthologue Jerram Brown, de la State University of New York à Albany, qui le premier proposa d'adopter une approche économique à la défense des ressources [4].

Le principe de la défense économique des ressources

Une ressource sera défendue si le gain net obtenu par son usage exclusif est supérieur à l'alternative de ne pas la défendre.

a) Approche économique à la défense territoriale

Pour survivre et produire des descendants, les animaux doivent acquérir un certain nombre de ressources, incluant non seulement de la nourriture, mais également chez beaucoup d'espèces un site propice à la reproduction et à l'élevage des jeunes. Étant donné que toutes les ressources nécessaires à la survie et à la reproduction sont généralement distribuées de manière non uniforme dans l'environnement, la compétition entre les individus d'une même espèce favorise fréquemment la mise en place de comportements territoriaux. Ces comportements consistent pour un individu à défendre une zone particulière qui correspond à son **territoire**, pour empêcher qu'un compétiteur puisse accéder à toutes les ressources qu'il contient et en avoir par conséquent l'usage exclusif. Dans certains cas, les territoires contiennent toutes les ressources dont l'animal a besoin pour survivre et se reproduire. Le territoire correspond alors plus ou moins à son **domaine vital**, l'espace à l'intérieur duquel il effectue toutes ses activités. Dans la majorité des cas, cependant, les territoires n'ont qu'une seule fonction : il peut s'agir alors de **territoires de reproduction**, qui vont être défendus le plus souvent par les mâles pour y attirer le plus grand nombre de femelles possible, de **territoires d'alimentation**, qui contiennent seulement de la nourriture, ou même de **territoires de sommeil**. On retrouve ce dernier type de territoire essentiellement chez des oiseaux qui, chaque soir, forment des dortoirs et tentent, pour minimiser leur risque de préation durant la nuit, de monopoliser les meilleures positions, situées au centre plutôt qu'à la périphérie [5].

Ainsi, même si, chez certaines espèces, les territoires peuvent être conservés pendant plusieurs années consécutives, ils ne sont le plus souvent défendus que pendant une brève période et peuvent changer rapidement de taille en fonction de l'abondance des ressources, de la densité de la population ou de caractéristiques individuelles, telles que l'âge ou le statut de dominance des individus. En effet, les individus les plus dominants sont généralement ceux qui logiquement occupent les territoires de meilleure qualité. Cependant, l'ordre d'arrivée des individus dans un environnement donné affecte également leurs chances d'accéder à un territoire de bonne qualité : les individus établis en premier conservent généralement leur territoire et ce, même si d'autres compétiteurs dont la taille ou le rang de dominance sont supérieurs, arrivent subséquemment. Cet avantage, dû au fait d'être établi en premier, a été mis en évidence chez plusieurs espèces de poissons et d'oiseaux. Ce résultat serait dû au fait que les individus établis en premier ont une meilleure connaissance de leur habitat. Ces individus seraient donc prêts à investir davantage d'énergie pour défendre et conserver leur territoire, comparativement à des individus qui en ignorent la valeur [6].

Territoire

Un territoire est une zone défendue par un individu pour obtenir l'usage exclusif des ressources qu'il contient.

La défense d'un territoire implique, dans certains cas, des combats ou simplement l'émission de signaux (par exemple, des odeurs ou un chant), qui ont pour but d'indiquer la présence de l'individu territorial et de dissuader ainsi d'éventuels rivaux de s'en approcher. Que l'individu territorial ait besoin d'user de la force pour chasser les intrus ou que l'émission de signaux soit suffisante pour les en tenir à distance, la défense d'un territoire exige toujours un certain coût. Dans le cas des combats, le coût implique au minimum une perte de temps et d'énergie. Également, chez certaines espèces, des combats très violents peuvent aboutir à des blessures, voire à la mort de l'un des deux opposants. L'émission de signaux, quant à elle, requiert aussi du temps et de l'énergie et peut dans certains cas augmenter le taux de mortalité si les signaux émis pour avertir des compétiteurs rendent le propriétaire du territoire plus voyant ou plus facilement détectable par ses prédateurs (nous aborderons les signaux au chapitre 9).

Étant donné que la défense d'un territoire est coûteuse, il est nécessaire que l'individu en retire également des bénéfices pour que ce comportement soit avantageux et puisse évoluer par sélection naturelle. Un des bénéfices de la territorialité est qu'elle confère aux individus un meilleur accès aux ressources, notamment alimentaires. Dans le cas des territoires de reproduction, le succès reproducteur des mâles est également fortement affecté par la qualité de leur territoire. En effet, chez de nombreuses espèces, les mâles qui possèdent des territoires de bonne qualité sont capables de se reproduire avec un grand nombre de femelles, tandis que ceux qui ne possèdent pas de territoire ou dont le territoire est de moindre qualité ont une probabilité beaucoup

plus élevée de ne pas se reproduire. La qualité d'un territoire de reproduction est souvent estimée en fonction de la quantité de nourriture disponible, qui permet aux mâles de subvenir aux besoins d'un nombre de femelles plus ou moins important ainsi qu'à ceux éventuellement de leurs descendants. Cependant, dans certains cas, les femelles utilisent également d'autres critères, tels que la densité de la végétation, puisque cette variable influence le taux de prédation ou certaines caractéristiques physiques de l'environnement déterminantes pour maintenir l'animal dans un état physiologique homéostatique.

Sachant que les coûts et les bénéfices associés à la défense d'un territoire sont susceptibles de varier en fonction de nombreux paramètres, dont sa surface, les individus n'auraient intérêt à défendre que des territoires qui procurent d'avantage de bénéfices que de coûts. On parle alors de territoires **économiquement défendables**. Cette notion, qui a été proposée par Jerram Brown en 1964, peut être illustrée à partir d'un modèle graphique très simple (figure 7.2).

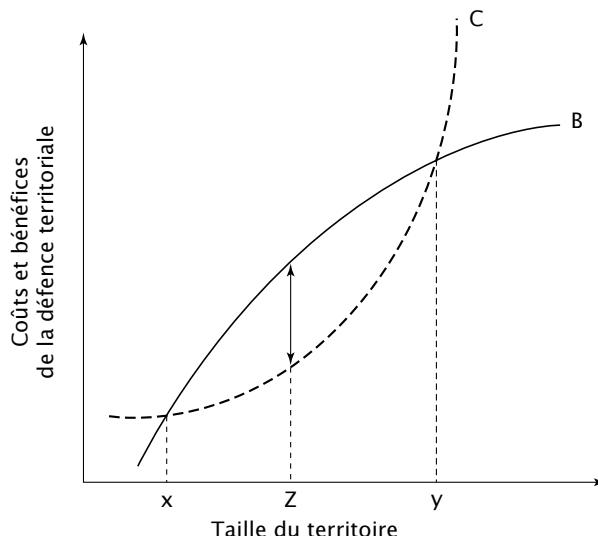


Figure 7.2 – Coûts (C) et bénéfices (B) associés à la défense d'un territoire en fonction de la taille du territoire.

Seuls les territoires dont la taille varie entre x et y sont économiquement défendables, tandis que la valeur Z représente la taille optimale du territoire.

Ce modèle suppose qu'à la fois les coûts et les bénéfices augmentent avec la taille du territoire. Les coûts dépendent du nombre d'intrus qu'il sera nécessaire de chasser de la périphérie. Ces coûts ne cessent d'augmenter à mesure que la surface territoriale et donc le périmètre à défendre augmentent. Plus ce périmètre est imposant, plus le risque d'intrusion augmente. En revanche, les bénéfices augmentent à une vitesse décroissante jusqu'à l'atteinte d'un plateau, qui correspond à la surface à partir de laquelle la quantité de nourriture disponible sur le territoire est supérieure aux besoins de l'animal. En conséquence, les coûts sont supérieurs aux bénéfices

attendus lorsque le territoire est de très petite taille ou au contraire, de très grande taille, et seuls les territoires de taille intermédiaire devraient donc être défendus. En outre, s'il est avantageux de défendre un territoire dont la taille prend n'importe quelle valeur entre x et y , la différence entre les bénéfices et les coûts est maximale pour la valeur de Z , qui correspond par conséquent à la **taille de territoire optimale**.

Étant donné que les coûts et les bénéfices reproductifs, associés à la défense d'un territoire, sont extrêmement difficiles à mesurer, les tests empiriques du modèle de Brown se sont jusqu'à présent concentrés sur la défense des territoires d'alimentation.

Le territoire optimal du liwi rouge

La première étude quantitative qui a été développée pour tester l'existence d'une taille de territoire optimale a été menée avec des liwis rouges (*Vestiaria coccinea*). Il s'agit d'un petit passereau nectarivore, originaire d'Hawaï, qui se nourrit essentiellement durant l'été des fleurs rouges de *Metrosideros collina*. Les biologistes F. Lyne Carpenter et Richard E. MacMillen [7], de l'université de Californie, ont mesuré les besoins métaboliques des oiseaux, c'est-à-dire la quantité d'énergie dont ils ont besoin pour survivre, ainsi que le coût énergétique associé à la défense d'un territoire. Ainsi, ils ont pu prédire précisément les densités de fleurs en dessous et au-dessus desquelles les oiseaux n'auraient aucun intérêt à être territoriaux, soit parce que le coût de la défense est alors trop important par rapport à la quantité de nectar disponible, soit au contraire parce que la quantité de nourriture disponible et le

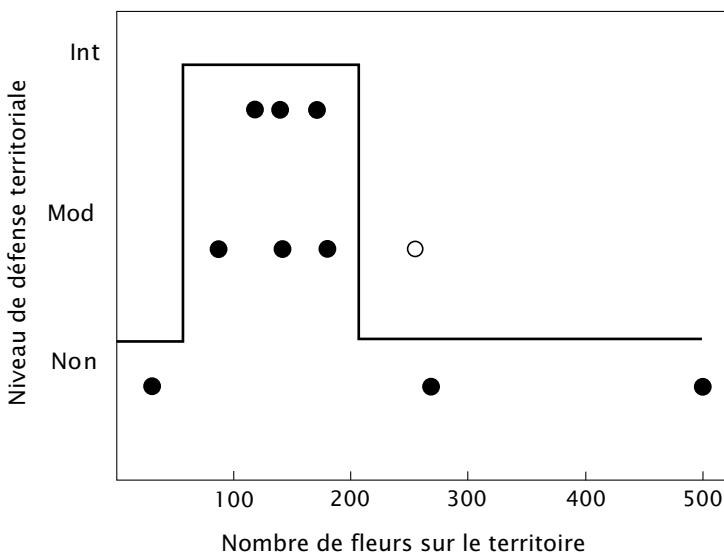


Figure 7.3 – Niveau de défense territoriale des liwis rouges en fonction du nombre de fleurs.

Le niveau le plus bas correspond à des oiseaux non territoriaux (Non) et les niveaux suivants correspondent à des oiseaux présentant un comportement territorial modéré (Mod) ou Intense (Int). Le modèle prédit que les oiseaux devraient défendre les territoires dont le nombre de fleurs varie entre 60 et 200. Seul l'individu représenté par un cercle blanc ne s'est pas comporté conformément aux prédictions du modèle. Tiré de Barnard 2004 [8].

coût associé à la défense sont trop élevés comparativement aux besoins énergétiques de l'oiseau. Tel que prédit, 9 des 10 oiseaux testés n'ont montré aucun comportement territorial lorsque la densité d'inflorescences était faible ou forte, tandis que les oiseaux étaient territoriaux et défendaient les fleurs lorsque leur densité était intermédiaire (figure 7.3).

Même si ces résultats vont dans le sens des prédictions, Carpenter et MacMillen n'ont pas vérifié si le nombre d'intrus est directement proportionnel à la taille du territoire. Or cette condition est nécessaire pour expliquer le fait que les liwis rouges cessent tout comportement de défense territoriale lorsque le nombre d'inflorescences dépasse une certaine valeur critique.

Des études, récemment développées par James W.A. Grant de l'université Concordia, appuient de manière plus rigoureuse les prédictions des modèles d'optimalité. Ses études, utilisant les poissons cichlidés *Archocentrus nigrofasciatus* comme modèle biologique, montrent que le coût de la défense territoriale, estimé soit d'après le nombre d'intrus, soit d'après la fréquence de comportements agressifs dirigés vers un intrus, augmente avec le diamètre de la parcelle à défendre. En conséquence, le bénéfice net d'un poisson territorial, estimé d'après son taux de croissance, varie de façon non linéaire avec le diamètre de la parcelle et atteint un maximum pour des parcelles de taille intermédiaire (figure 7.4).

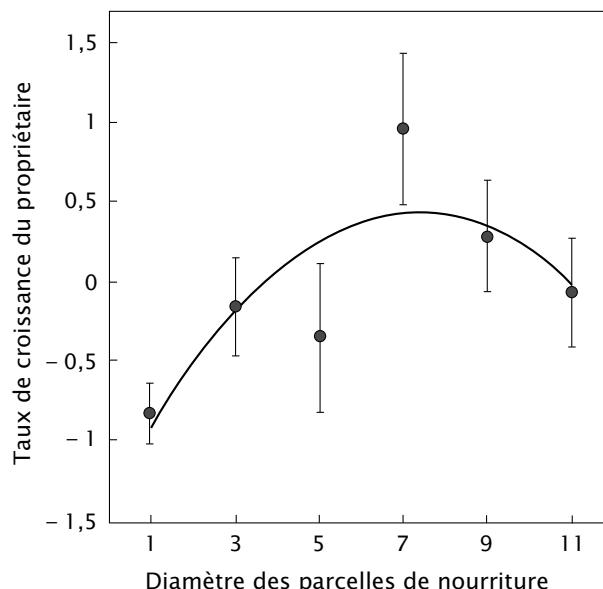


Figure 7.4 – Relation entre l'aptitude d'un poisson qui défend une parcelle de nourriture et son diamètre.

Résultats indiquant que les taux de croissance de jeunes cichlidés territoriaux (*Archocentrus nigrofasciatus*) croit avec le diamètre des parcelles de nourriture jusqu'à un maximum, qui correspond ici à une parcelle dont chacun des quatre côtés est composé de 7 cubes placés les uns à côté des autres. Au-delà de cette taille optimale, qui correspond à la parcelle la plus économiquement défendable, le coût nécessaire pour défendre un accès exclusif devient prohibitif, causant ainsi une réduction du taux de croissance. Modifié d'après Praw et Grant (1999), Behaviour 136 : 1347-1363.

b) Qu'est-ce qu'une ressource défendable ? (dimensions spatiales et temporelles)

Si l'abondance de nourriture constitue un des facteurs les plus importants qui déterminent si un territoire est économiquement défendable ou non, d'autres variables, telles que la distribution des ressources dans l'espace ou dans le temps ainsi que leur niveau de prévisibilité, jouent un rôle tout aussi primordial. En particulier, les comportements de défense devraient être plus fréquents lorsque les ressources sont agrégées dans l'espace plutôt que dispersées, le niveau de dispersion temporelle des ressources ayant au contraire un effet inverse. Cela peut s'expliquer par le fait que la surface à défendre est plus faible lorsque les ressources se présentent sous la forme d'agrégats. À l'inverse, lorsque les ressources sont dispersées dans l'espace, l'animal doit défendre un territoire beaucoup plus vaste pour obtenir la quantité de ressources dont il a besoin, ce qui augmente le coût associé à la défense du territoire. La territorialité en revanche devrait être favorisée lorsque les ressources sont dispersées dans le temps, c'est-à-dire lorsqu'elles sont disponibles dans l'environnement de manière séquentielle plutôt que simultanément.

Le niveau de prévisibilité des ressources affecte également l'intensité et la fréquence des comportements de défense pour deux raisons. Premièrement, les animaux sont obligés, dans un environnement imprévisible, d'étendre leurs recherches sur une zone beaucoup plus vaste pour espérer trouver les ressources nécessaires à leur survie ou à leur reproduction. Comme le périmètre à défendre est alors plus grand, les coûts associés à la défense sont accrus. Deuxièmement, pour qu'ils puissent ajuster leur niveau d'agressivité en fonction des conditions de manière à maximiser leur bénéfice net, il est indispensable qu'ils soient capables d'estimer parfaitement les coûts et les bénéfices associés à chaque alternative. Or ce n'est pas le cas lorsque les ressources sont imprévisibles dans le temps ou dans l'espace, et c'est la raison pour laquelle le niveau d'agressivité observé devrait être plus élevé lorsque l'environnement est stable.

L'importance de la prévisibilité : l'exemple des cichlidés

Pour faire varier le niveau de prévisibilité spatiale des ressources, Grand et Grant [9] ont observé des groupes de six poissons cichlidés (*Cichlasoma nigrofasciatum*) auxquels ils fournissaient une daphnie toutes les 15 secondes. Les daphnies étaient systématiquement introduites dans l'aquarium au niveau de l'un des quatre coins avec des probabilités qui variaient pour chacune des parcelles (coins) entre 8,3 et 67 %. Conformément aux résultats attendus, Grand et Grant ont montré que les poissons étaient moins mobiles et occupaient davantage la parcelle qui fournissait de la nourriture au taux le plus élevé, lorsque le niveau de prévisibilité était élevé. Comme le fait d'occuper un territoire moins vaste diminue le coût de la défense, le taux d'agressions était par conséquent également plus élevé dans cette condition.

c) Stratégies qui contournent l'agression

Comme les ressources disponibles dans l'environnement sont le plus souvent limitées et que la défense d'un territoire est coûteuse, certains individus ont fréquemment recours à des **stratégies alternatives** pour essayer d'usurper une partie des ressources

défendues par les individus territoriaux, en contournant les coûts associés à la défense d'un territoire. La présence de ces individus induit évidemment un coût pour le propriétaire du territoire, et ils sont de ce fait le plus souvent expulsés dès qu'ils sont découverts. Il existe cependant des situations où ces individus sont tolérés soit parce que le fait de les chasser impliquerait un coût trop important, soit parce que leur présence procure également un bénéfice. Ainsi, il faut faire la distinction entre une stratégie qui impose uniquement un coût (on qualifie généralement cette stratégie de sournoise) et une stratégie dont l'individu territorial retire en plus un bénéfice (on qualifie généralement cette stratégie de satellite). De nombreux exemples illustrent l'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies alternatives, à l'intérieur de tous les groupes taxonomiques.

L'utilisation de la **stratégie sournoise**, en particulier, est très répandue chez les amphibiens anoures, car chez la majorité des espèces, la défense d'un territoire est très coûteuse. En effet, les mâles territoriaux doivent émettre des vocalisations pour attirer des partenaires sexuelles, et seuls les mâles de bonne qualité qui ont suffisamment de réserves énergétiques peuvent utiliser cette stratégie. Les mâles de moindre qualité, quant à eux, se positionnent à proximité des territoires des mâles et tentent d'intercepter les femelles à leur passage lorsqu'elles sont attirées par le chant des mâles. Chez plusieurs espèces, on peut expliquer la présence de ces individus non territoriaux par le fait que leur impact sur le succès des mâles territoriaux est très faible. Chez le crapaud des steppes (*Bufo cognatus*), par exemple, James Krupa [10] a trouvé que 92 % des femelles s'accouplent avec des mâles territoriaux, les mâles sournois n'étant responsables que de 8 % des accouplements. Les bénéfices qui pourraient être retirés à évincer les mâles sournois sont donc trop faibles pour justifier l'utilisation de comportements agressifs.

La présence d'un individu adoptant la **stratégie satellite**, en revanche, est souvent avantageuse pour l'individu territorial, du fait qu'il l'aide en participant à la défense du territoire. Le fait qu'il soit chassé ou non, cependant, peut varier en fonction des circonstances. Les biologistes Nick Davies et Alasdair Houston, alors à l'université de Cambridge, ont cherché à prédire les conditions dans lesquelles les individus satellites devraient être tolérés, en étudiant le comportement de la bergeronnette grise (*Motacilla alba*). Il s'agit d'un petit passereau d'Europe qui, l'hiver, défend des territoires d'alimentation. Contrairement à ce que l'on retrouve chez la majorité des espèces, la taille des territoires ne varie pas en fonction des conditions. Par contre, les individus territoriaux, le plus souvent des mâles, ajustent leur comportement de défense en fonction de la quantité de nourriture disponible et peuvent dans certains cas accepter la présence d'individus satellites, qui sont le plus souvent des femelles ou des juvéniles. Davies et Houston [11] ont trouvé que les satellites ne sont généralement pas expulsés par les mâles territoriaux lorsque les ressources présentes sur le territoire sont abondantes. Cela peut être expliqué par le fait que le nombre d'intrus qui cherchent à pénétrer sur le territoire est alors très élevé, ce qui augmente considérablement le coût associé à la défense pour le mâle territorial. Pour réduire ce coût, il tolère donc la présence d'un satellite, mais à condition que celui-ci contribue à

la défense du territoire proportionnellement aux bénéfices qu'il retire de sa présence sur le territoire. Il s'agit ainsi en quelque sorte d'un prix à payer pour être autorisé à exploiter la nourriture disponible sur le territoire.

Les stratégies alternatives dépendantes de la condition

Les individus qui utilisent des stratégies servant à contourner l'agression d'un autre sont le plus souvent de taille et/ou de rang de dominance relativement faibles, et n'ont de ce fait pas la force ou l'énergie requises pour défendre efficacement un territoire. Les stratégies sont alors maintenues dans la population par un mécanisme de **sélection condition-dépendante**.

Le gain associé à chaque stratégie dépend alors de la condition phénotypique de l'animal (c'est-à-dire de sa taille, de son poids ou de son rang de dominance). Dans ce cas, l'individu au phénotype moins compétitif n'a pas d'autre option que de faire du mieux qu'il peut en adoptant la stratégie alternative. Bien qu'elle lui procure des gains plus faibles que ceux obtenus par les individus qui, en raison de leur condition ou de leur statut de dominance plus élevés, se comportent de manière plus agressive, il en retire néanmoins plus de bénéfices que s'il avait choisi l'alternative de ne rien faire. Les individus qui adoptent la stratégie alternative, par conséquent, devraient avoir des caractéristiques phénotypiques relativement similaires (tous des jeunes, ou tous des petits, etc.) tout comme ceux adoptant la stratégie agressive devraient partager les mêmes traits.

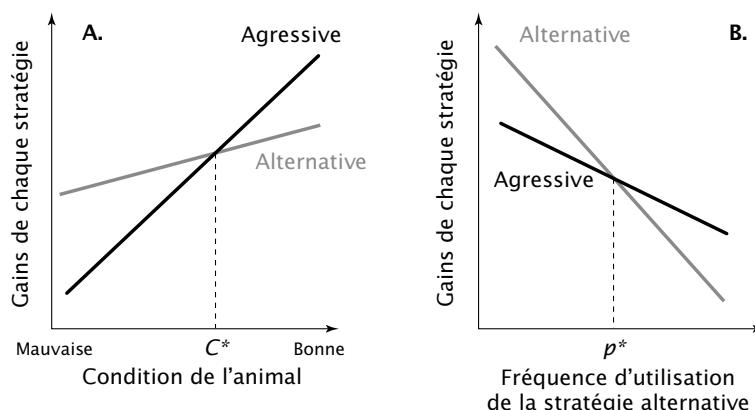


Figure 7.5 – Gains d'individus jouant la stratégie agressive ou la stratégie alternative.

Aptitude d'un individu adoptant soit la stratégie agressive, soit la stratégie alternative en fonction de A, sa condition phénotypique dans le cas de sélection condition-dépendante, ou B, la fréquence d'utilisation de la stratégie alternative dans la population dans le cas de la sélection fréquence-dépendante. En A : la valeur C^* représente le point critique à partir duquel les individus devraient cesser d'adopter la stratégie alternative en faveur de la stratégie agressive. En B : la valeur p^* représente la proportion d'individus qui devraient adopter la stratégie alternative et pour laquelle les gains moyens associés à chacune des deux stratégies sont égaux.

Il est possible de prédire quantitativement quelle est la condition phénotypique critique d'un individu où il devrait passer de l'usage d'une stratégie alternative vers une stratégie agressive. Par exemple, les individus dont la condition phénotypique est inférieure à une valeur critique C^* devraient tous adopter la stratégie alternative qui leur fournit un gain plus élevé que la stratégie agressive, tandis que l'inverse est vrai pour les individus dont la condition est supérieure à C^* (figure 7.5 A).

Puisque l'aptitude d'un animal qui utilise l'une ou l'autre des stratégies dépend ici uniquement de sa condition, il est possible qu'il modifie son comportement une ou plusieurs fois au cours de sa vie, de manière à toujours retirer le gain le plus élevé, compte tenu de ses caractéristiques individuelles. Un individu dont la condition est relativement mauvaise, néanmoins, fera toujours moins bien qu'un individu qui est en meilleure condition.

Les stratégies alternatives maintenues par sélection fréquence-dépendante

Lorsque les individus ne montrent aucune différence phénotypique susceptible d'affecter leur efficacité à faire usage de l'une ou l'autre de ces stratégies, il demeure possible que deux stratégies alternatives ou même davantage soient maintenues dans une population, simplement à cause du fait qu'aucune d'entre elles ne peut être une SÉS pure. Comme nous l'avons vu précédemment pour le jeu faucon-colombe, la solution est alors une SÉS mixte. On dit dans ce cas que les alternatives sont maintenues par un mécanisme de **sélection fréquence-dépendante négative**. Contrairement aux situations de stratégies dépendantes de la condition, on s'attend ici à ce que tous les individus aient la même aptitude, et ce, quelle que soit la stratégie qu'ils utilisent. En effet, dans ce cas, l'aptitude d'un animal qui utilise l'une ou l'autre des stratégies dépend de la fréquence à laquelle elles sont utilisées dans la population (figure 7.5 B). Plus précisément, lorsque la stratégie alternative n'est adoptée que par une faible proportion d'individus, elle fait mieux que la stratégie agressive et devrait alors se propager dans la population. Lorsqu'elle devient trop répandue, néanmoins, elle procure un gain net plus faible que la stratégie agressive et sa fréquence devrait alors diminuer. Par conséquent, la fréquence de la stratégie alternative devrait évoluer vers la valeur p^* , qui correspond à la SÉS et pour laquelle les deux stratégies fournissent exactement le même gain.

*Un exemple de sélection fréquence-dépendante : le cas du lézard *Uta stansburiana**

Les exemples en faveur de ce mécanisme sont plus rares que ceux en faveur de la sélection condition-dépendante. Néanmoins, un des exemples qui illustre le mieux la sélection fréquence-dépendante négative est celui du lézard *Uta stansburiana*. Les mâles peuvent présenter trois phénotypes (figure 7.6) qui caractérisent chacun une stratégie de reproduction différente : les mâles dominants orange établissent de larges territoires sur lesquels vivent plusieurs femelles, les mâles bleus défendent des territoires plus petits avec une seule femelle, tandis que les mâles jaunes non territoriaux, utilisent une stratégie sournoise. Ces mâles imitent le comportement des femelles réceptives, et tentent ainsi de s'introduire sur les territoires moins défendables des mâles orange, pour s'accoupler avec les femelles qui y sont présentes.

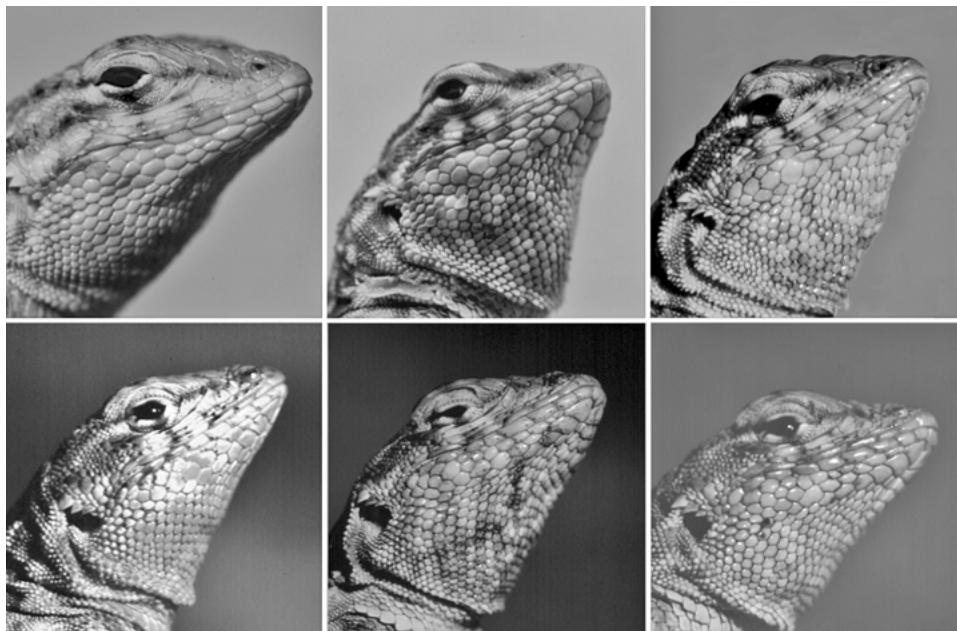


Figure 7.6 – Exemple de stratégies alternatives maintenues par sélection fréquence-dépendance : des lézards orange, bleus et jaunes.

Trois génotypes homozygotes pour la couleur chez des mâles (rangé du haut) respectivement oo , bb , yy et qui correspondent aux génotypes de couleur des femelles (rangé du bas). Les stratégies alternatives des mâles se conforment à un jeu pierre-feuille-ciseaux alors que les femelles correspondent à des stratégies biodémographiques de type r - versus K - Photomontage gracieuseté de Barry Sinervo.

Non seulement les stratégies sont déterminées génétiquement, mais les gains associés à chacune des stratégies varient également en fonction de leur fréquence relative. Ces deux conditions permettent d'expliquer pourquoi ces trois phénotypes sont maintenus à des fréquences relativement constantes au cours du temps. Cela n'est vrai cependant que si l'on considère une échelle de temps relativement longue. Par contre, à une échelle plus petite, il existe des fluctuations importantes et tous les 5 à 6 ans, la stratégie dominante est différente. On peut prédire ces fluctuations à partir du jeu pierre-feuille-ciseaux. En effet, la stratégie des mâles orange domine celle des mâles bleus, puisque les mâles orange monopolisent chacun un plus grand nombre de femelles. Cependant lorsque cette stratégie devient trop répandue dans la population, les mâles jaunes surnoisi réussissent alors à s'accoupler avec un plus grand nombre de femelles. Ils augmentent donc en fréquence jusqu'à ce qu'ils deviennent dominants. À ce moment-là, néanmoins, le phénotype jaune fait moins bien que le phénotype bleu, dont la fréquence va donc à son tour augmenter, et ainsi de suite. Il en résulte un équilibre dynamique dans le temps où la population oscille légèrement autour de la fréquence d'équilibre des trois alternatives.

Points clefs

- L'aggression définit un ensemble de comportements qui sont utilisés pour dominer ou évincer un rival en faisant usage de force ou en menaçant de le faire.
- Dans certains cas, les combats débutent par des interactions de faible intensité puis les animaux au fur et à mesure font usage d'armes de plus en plus dangereuses qui risquent de blesser leur adversaire. Cette progression est une escalade.
- Le problème de l'évolution de parades ritualisées a été analysé grâce à une approche de théorie des jeux et, plus particulièrement, à partir du jeu évolutif « faucon-colombe ».
- Le jeu faucon-colombe prédit que la stratégie colombe n'est jamais une SÉS pure. Faucon, par contre, peut exister seule sous la forme d'une SÉS pure, lorsque le coût infligé par une blessure (C) est faible par rapport au bénéfice associé à la valeur de la ressource (V). Dans le cas contraire, la solution est une SÉS mixte.
- À l'intérieur des groupes dont la composition est stable, la fréquence des interactions agressives tend à diminuer à mesure que la hiérarchie de dominance s'établit. Ces hiérarchies peuvent être despotes ou linéaires.
- L'aggression peut mener à la formation de territoires. Ces zones, qui sont défendues pour maintenir un usage exclusif aux ressources qu'elles contiennent, peuvent avoir différentes fonctions.
- Un territoire n'est économiquement défendable que lorsque les bénéfices sont supérieurs aux coûts associés à sa défense. Ces coûts et bénéfices peuvent varier en fonction des conditions et, notamment, en fonction de la surface du territoire ou de la manière dont les ressources y sont distribuées dans le temps et dans l'espace.
- Les animaux utilisent fréquemment des stratégies alternatives qui contournent les coûts associés à la défense d'un territoire. Ces stratégies peuvent être maintenues par un mécanisme de sélection condition-dépendante ou un mécanisme de sélection fréquence-dépendante.

Pour en savoir plus

DAVIES N.B. et HOUSTON A.I., « Territory economics », pp. 148-169, dans *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach*, 2^e éd. (Krebs J.R. et Davies N.B. éds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1984.

MAYNARD SMITH J., *Evolution and The Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge, 1982.

Questions de révision

7.1 La matrice des gains ci-dessous représente les gains moyens obtenus par un animal opposé à un adversaire pour l'accès à une ressource dont la valeur est notée V. Chaque animal peut adopter soit la stratégie faucon, soit la stratégie colombe. On suppose que les rivaux sont de force égale et qu'une blessure subie lors d'un combat inflige un coût C au blessé.

	FAUCON	COLOMBE
FAUCON	-3	10
COLOMBE	0	5

À partir de cette matrice, pouvez-vous déduire les valeurs de V et C, puis indiquer quelle est la stratégie évolutivement stable ?

7.2 Quelles sont les conditions qui favorisent l'établissement d'une hiérarchie de dominance et en quoi cette organisation sociale affecte la fréquence des interactions agressives ?

7.3 Pourquoi le succès reproducteur des individus est plus variable à l'intérieur des groupes qui présentent une hiérarchie de dominance despotique ?

7.4 Pourquoi seuls les territoires de taille intermédiaire devraient être défendus ?

7.5 Comment peut-on être sûr que l'utilisation d'une stratégie alternative à l'intérieur d'une population est maintenue par un mécanisme de sélection fréquence-dépendante ?

Réponses

7.1 Étant donné que deux individus, qui adoptent la stratégie colombe, se partagent la ressource V et que chacun, d'après la matrice, obtient alors un gain de 5, on peut en déduire que V est égal à 10. Pour évaluer la valeur du coût associé à un combat, il faut regarder le gain obtenu par un faucon qui affronte un autre faucon, puisque c'est le seul cas de figure où les opposants s'engagent dans un combat. On sait que $(V-C)/2$ est égal à -3. Or si on remplace V par sa valeur, on en déduit que le coût d'un combat vaut 16. Dans cette matrice, aucune des deux stratégies n'est une SÉS pure et la solution correspond, par conséquent, à une SÉS mixte où la fréquence de faucons à l'équilibre (p^*) vaut V/C soit 0.625.

7.2 C'est à l'intérieur des groupes dont la composition est stable qu'une hiérarchie de dominance est le plus susceptible de s'établir, car les mêmes individus interagissent fréquemment les uns avec les autres. Ainsi, les agressions sont fréquentes lorsque les membres du groupe se rencontrent pour la première fois, puis elles

deviennent de plus en plus rares au cours du temps, chaque individu adoptant alors une attitude de dominance ou de soumission, selon son rang de dominance.

7.3 Une hiérarchie de dominance despotique est caractérisée par la présence d'un seul individu qui domine tous les autres membres du groupe. Du fait de sa position dominante dans la hiérarchie, cet individu est capable de monopoliser la plus grande partie des ressources. En outre, à la fois son comportement agressif et la réponse hormonale des subordonnés au stress peuvent rendre ces derniers incapables de se reproduire.

7.4 Selon le principe de la défense économique des ressources, une ressource ne sera défendue que si le gain net obtenu par son usage exclusif est supérieur à l'alternative de ne pas la défendre. Or les coûts associés à la défense d'un territoire augmentent linéairement avec la taille d'un territoire, tandis que les bénéfices augmentent à une vitesse décroissante jusqu'à l'atteinte d'un plateau, qui correspond à la surface à partir de laquelle la quantité de nourriture disponible sur le territoire est supérieure aux besoins de l'animal. En conséquence, la différence entre les bénéfices et les coûts est maximale pour des territoires de taille intermédiaire.

7.5 Pour répondre à cette question, il faut estimer le gain moyen obtenu par un animal territorial qui défend activement les ressources que son territoire contient, et le gain moyen obtenu par un animal qui utilise une stratégie alternative pour usurper une partie des ressources défendues par l'individu territorial. C'est seulement si les deux gains sont égaux que ces deux stratégies sont maintenues par un mécanisme de sélection fréquence-dépendante. Dans le cas contraire, elles sont maintenues par un mécanisme de sélection condition-dépendante et on s'attend alors à ce que les individus qui adoptent la stratégie alternative aient tous des caractéristiques phénotypiques relativement similaires.

COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

8

PLAN

- 8.1 La différence entre un mâle et une femelle
- 8.2 La sex-ratio
- 8.3 Comportements issus de la sélection intra-sexuelle
- 8.4 Comportements découlant de la sélection intersexuelle
- 8.5 Régimes d'appariement
- 8.6 Soins parentaux

OBJECTIFS

- Comprendre l'importance de l'anisogamie et de l'investissement relatif de chacun des deux sexes dans la production de descendants, sur l'évolution des caractères sexuels secondaires.
- Distinguer la sélection intra-sexuelle de la sélection intersexuelle.
- Découvrir quelles sont les principales théories qui permettent d'expliquer les préférences des femelles pour certains caractères phénotypiques mâles.
- Connaître les différents régimes de reproduction et comprendre pourquoi l'investissement dans les soins parentaux peut varier selon les circonstances.

Nous avons été à même de constater, au chapitre précédent, qu'un grand nombre d'interactions agressives concernent l'accès aux partenaires sexuels. Bien que l'agression constitue un moyen répandu pour éliminer la compétition, il en existe néanmoins beaucoup d'autres et nous aurons l'occasion, dans ce chapitre, de constater l'originalité dont peut faire preuve la nature pour aider les mâles à accroître leurs chances de paternité. Comme nous le verrons, les stratégies utilisées sont extrêmement variées : certains mâles crient ou appellent, d'autres se parent de couleurs voyantes, de queues extravagantes, dansent ou entreprennent des vols acrobatiques, d'autres enfin apportent des présents ou se laissent dévorer. À quoi peuvent servir ces parades nuptiales plus extravagantes les unes que les autres et ces élucubrations étonnantes, et comment peut-on expliquer que les mâles en soient arrivés là ? Voilà le propos du présent chapitre.

8.1 LA DIFFÉRENCE ENTRE UN MÂLE ET UNE FEMELLE

Pour qu'il puisse y avoir des comportements sexuels, il faut avant tout qu'il existe des mâles et des femelles. Lorsque la reproduction est sexuée, la fusion de deux gamètes qui fournissent chacun la moitié des gènes est indispensable à la création d'un zygote. Si cette fusion n'est possible qu'entre gamètes de tailles différentes, on est alors dans un système d'**anisogamie**, le système le plus répandu dans le monde animal. Par convention, le « mâle » définit le sexe qui produit de petits gamètes mobiles, les spermatozoïdes, et la « femelle » celui qui produit de gros gamètes remplis de substances énergétiques, les ovules.

a) Conséquences de l'anisogamie

Les spermatozoïdes n'apportent rien de plus à l'embryon que le complément génétique nécessaire à féconder l'ovule. L'ovule doit donc fournir, en plus du complément génétique, toute l'énergie nécessaire aux divisions cellulaires de l'embryon. C'est la raison pour laquelle un ovule est plus gros et plus coûteux à produire qu'un spermatozoïde. Pour un investissement égal, un mâle pourra donc fabriquer plus de gamètes qu'une femelle et cette asymétrie aura des ramifications jusqu'au comportement.

Alors qu'une femelle peut voir tous ses ovules fécondés par un seul mâle, ce dernier, après l'avoir fécondée, aura toujours des gamètes disponibles qu'il pourra utiliser ultérieurement pour féconder d'autres femelles. Son succès reproducteur dépendra alors du nombre de femelles qu'il fécondera. La femelle, elle, ne retire aucun avantage à multiplier le nombre de ses partenaires si dès le premier, tous ses gamètes sont déjà fécondés. En contrepartie, puisque les mâles tentent d'avoir accès au plus grand nombre de femelles, elles pourront se baser sur des critères qui reflètent la qualité des mâles pour choisir celui qu'elles laisseront féconder leurs œufs.

b) Le principe de Bateman et la généralisation de Trivers

C'est le généticien Angus J. Bateman qui, le premier, met à jour expérimentalement cette asymétrie fondamentale entre mâle et femelle. Il y arrive en plaçant des mouches des fruits (*Drosophila melanogaster*) mâles et femelles ensemble dans de petites cagettes, établissant la parenté des petits à partir de marqueurs génétiques. Il démontre qu'effectivement, le succès reproducteur des mâles s'accroît avec le nombre de femelles qu'ils fécondent, alors que ce n'est pas le cas pour les femelles (figure 8.1). Il conclut que le potentiel d'un mâle est limité par son accès aux femelles alors que celui des femelles est relié à leur habileté à discerner les mâles qui leur sont les plus profitables. Les mâles sont donc en compétition entre eux pour accéder aux femelles, il s'agit là de la sélection sexuelle et le principe de Bateman en explique l'origine.

Évidemment, il ne suffit pas d'unir des gamètes pour produire des petits. Il arrive que les parents doivent aussi investir dans des soins afin de permettre aux jeunes de s'émanciper. Lorsque ce sont les femelles qui investissent dans ces soins, le principe de Bateman n'en est que renforcé et l'accès aux femelles limite encore plus le succès des mâles. Cependant, il arrive que les mâles prodiguent aussi des soins et que le

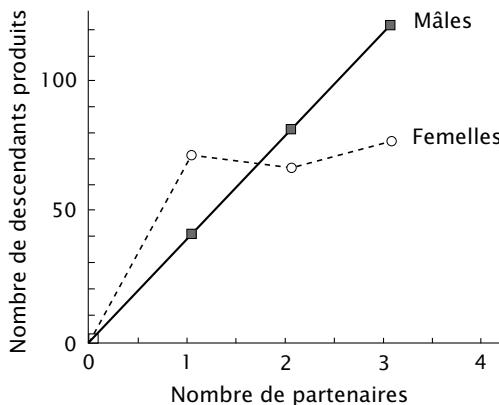


Figure 8.1 – Principe de Bateman

Succès reproducteur des mâles et femelles *Drosophila melanogaster* en fonction du nombre de partenaires avec lesquels ils se sont accouplés.

coût de ces activités soit conséquent. Lorsque c'est le cas, le succès reproducteur du mâle ne dépend plus seulement de son accès aux femelles, mais aussi de la qualité de son investissement. Lorsque l'investissement des mâles est très important, il peut même arriver que ce soit le succès reproducteur des femelles qui soit limité par l'accès aux soins paternels que prodigue le mâle, une situation qui donne lieu à un renversement des rôles sexuels.

C'est Robert Trivers qui généralise l'argument de Bateman pour tenir compte de l'effort total de reproduction : l'effort mis à produire les gamètes, à trouver un partenaire et à prendre soin des petits. Le principe de Trivers devient donc :

Le principe de Trivers

Le sexe qui investit le plus dans la production de descendance limite celle de l'autre. Le sexe qui investit le moins est en compétition intra-sexuelle pour accéder au sexe qui investit le plus. Le sexe qui investit le plus sera plus sélectif envers son partenaire.

c) Trivers et la sélection sexuelle

Comme nous l'avons vu au chapitre 5, la **sélection sexuelle** est un processus de tri qui agit sur les caractères dont l'utilité se rapporte à l'accès aux gamètes de l'autre sexe. Il s'agit bien d'accès aux gamètes et non de reproduction, et cette distinction importe car la capacité de reproduction d'un individu est aussi tributaire d'un ensemble de caractères utilitaires qui sont, eux, issus de la sélection naturelle. Il s'agit, par exemple, des **caractères sexuels primaires**, les organes génitaux et gonades, l'utérus et les glandes mammaires, l'incubation et le nourrissage des petits. La sélection sexuelle, par contre, donne lieu à des **caractères sexuels secondaires** qui sont d'un autre ordre et servent à garantir l'accès au partenaire sexuel. Il existe deux formes de

sélection sexuelle : la **sélection intra-sexuelle**, qui produit des adaptations de type « armements » servant surtout aux combats entre individus du même sexe, presque toujours les mâles pour avoir accès aux femelles, et la **sélection intersexuelle**, qui donne lieu à l'évolution de caractères de type « ornements », comme les plumes démesurées et colorées, servant surtout à séduire les femelles. Ce sont ces deux types de caractères sexuels secondaires qui contribuent le plus au **dimorphisme sexuel** au sein d'une espèce.

Pour Bateman et Trivers, l'importance de l'asymétrie d'**investissement reproductif** entre les mâles et les femelles influence directement l'intensité de la sélection sexuelle et donc du dimorphisme sexuel d'une espèce. Ainsi, lorsque l'asymétrie est

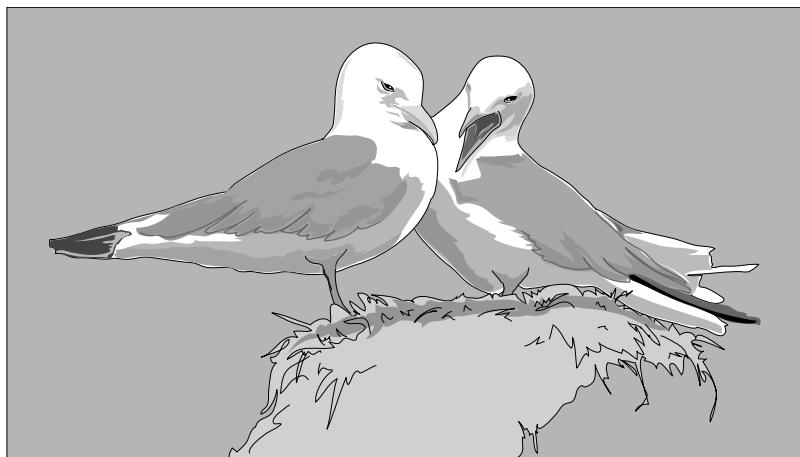


Figure 8.2 - Dimorphisme sexuel et investissement reproductif.

Couple d'éléphants de mer, présentant un très fort dimorphisme de taille, contrairement aux mouettes tridactyles chez qui l'investissement reproductif est relativement identique pour le mâle et la femelle.

importante, on peut s'attendre à ce que les mâles soient très différents des femelles, un dimorphisme sexuel très prononcé. À l'inverse, lorsque l'investissement reproductive entre mâle et femelle demeure assez semblable, la sélection sexuelle aura peu d'emprise et le dimorphisme sexuel sera faible, voire inexistant. C'est le cas, par exemple, de la mouette tridactyle où le nombre maximal de petits produits par un mâle au cours de sa vie est semblable à celui d'une femelle, étant donné que pour élever des petits avec succès, il faut que les deux parents contribuent aux soins parentaux. Selon le principe de Trivers, il n'est donc pas très étonnant que le dimorphisme sexuel soit faible chez cette espèce. Par contre, chez l'éléphant de mer, l'investissement parental est uniquement maternel, le mâle ne contribuant absolument pas. De plus, les femelles vivent en groupe, ce qui permet au mâle victorieux d'en monopoliser un plus grand nombre. En conséquence, l'asymétrie entre le nombre maximal de descendants que peut produire un mâle (une centaine) dépasse largement le maximum (huit) rapporté pour les femelles. Cette forte asymétrie de l'investissement donne lieu à une intense sélection sexuelle entre les mâles pour le monopole d'un groupe de femelles et il en résulte un dimorphisme sexuel tout à fait spectaculaire, où un mâle adulte peut atteindre jusqu'à quatre fois la masse corporelle d'une femelle (figure 8.2).

8.2 LA SEX-RATIO

Le principe de Bateman et sa généralisation par Trivers soulèvent un problème important sur lequel il vaut la peine de s'attarder. Chez la plupart des espèces, la **sex-ratio** (le nombre qui décrit le rapport entre le nombre de mâles et de femelles dans une population) s'approche de 1,0, qui correspond à un nombre équivalent d'individus de chacun des deux sexes. Pourtant, nous avons vu au chapitre 5 que la sélection naturelle pousse souvent vers l'optimisation de l'efficacité. Puisqu'un mâle peut féconder un grand nombre de femelles, ne serait-il pas plus efficace pour l'espèce de produire juste assez de mâles pour féconder toutes les femelles disponibles ? Cette espèce pourrait alors optimiser son taux de croissance en maximisant le nombre de femelles productrices de descendance. Mais, vous l'avez sans doute remarqué, ce raisonnement est erroné dans la mesure où il suppose que la sélection agirait pour le bénéfice de l'espèce alors que, comme nous le voyions au chapitre 5, elle agit surtout pour le bien de l'individu. Quelle est donc la sex-ratio attendue par la sélection agissant sur l'individu ?

Le principe de la sex-ratio de Fisher

La sélection naturelle agit de manière à ce que chaque parent investisse également dans sa descendance mâle et femelle. Lorsque le coût de production de chaque sexe est égal, la sex-ratio attendue est donc de 1,0 (un mâle pour chaque femelle).

La première réponse nous vient du célèbre généticien Sir Ronald Fisher. Voyons ensemble l'essence de son argument. Imaginons une population à l'intérieur de laquelle chaque mâle peut féconder 100 femelles. La population la plus féconde dans une

telle situation comprendra un mâle pour chaque centaine de femelles : une sex-ratio de 0,01. Les mâles produits en plus seraient un gaspillage dans la mesure où ils ne permettent pas à la population de produire un plus grand nombre de descendants. Chaque mâle aura donc accès à cent femelles de sorte que du point de vue d'un parent, un fils aura une descendance 100 fois supérieure à celle d'une fille. Dans un tel cas néanmoins, un parent qui, pour une raison ou une autre, produirait plus de fils que de filles, bénéficierait d'un plus grand nombre de petits-enfants que ceux qui s'en tiennent à la sex-ratio de 0,01. La descendance de ce parent se répandrait et, à long terme, supplanterait la descendance de ceux qui respectent la sex-ratio de 0,01. La conséquence évolutive serait un accroissement du nombre de mâles dans la population tant que les fils jouiront d'une descendance plus importante que les filles. Mais l'avantage au fils n'est pas absolu. Plus il y aura de fils et moins il y aura de femelles à féconder. L'avantage au fils décroît donc avec l'accroissement de leur nombre et disparaît dès que la sex-ratio arrivera à 1,0. Dès lors, le succès des fils est équivalent à celui des filles ; la sélection naturelle demeure alors prisonnière de cet état d'équilibre et toute évolution de la sex-ratio est freinée.



Ce raisonnement suppose qu'il en coûte autant au parent d'élever une fille qu'un fils. Ce n'est pas toujours le cas et le raisonnement de Fisher se rapporte aux coûts investis par un parent dans la production de fils et de filles. Si un sexe est deux fois plus coûteux à produire que l'autre, alors la sex-ratio d'équilibre contiendra deux fois plus du sexe moins coûteux que de l'autre car le point d'équilibre de Fisher consiste à investir également dans la production des deux sexes.

Bien évidemment, il serait plus avantageux pour l'espèce de ne pas gaspiller autant de biomasse à fabriquer des mâles. Cependant, puisque la sélection agit au niveau de l'individu, la seule issue possible est une sex-ratio où le retour d'investissement en produisant des fils est égal à celui obtenu en produisant des filles. Puisqu'il existe autant de mâles que de femelles, et que les mâles sont en principe capables de féconder plusieurs femelles, la sélection intra-sexuelle aura pour effet d'accroître la disparité entre le succès reproductif des mâles : certains auront beaucoup de succès et d'autres peu ou pas du tout. Cette disparité sera beaucoup plus réduite parmi les femelles. Sachant cela, nous sommes maintenant prêts à aborder les caractères sexuels secondaires et les comportements associés qui servent aux compétitions entre mâles pour accéder aux femelles.

8.3 COMPORTEMENTS ISSUS DE LA SÉLECTION INTRA-SEXUELLE

La compétition au sein du sexe qui investit le moins en reproduction peut se manifester soit avant l'accouplement, soit après. Naturellement, le moment de cette compétition joue grandement sur les caractères qui évolueront, le plus souvent chez les mâles pour assurer leur paternité.

a) Les compétitions qui précèdent l'accouplement

Les adaptations qui servent avant l'accouplement permettent surtout d'empêcher les compétiteurs d'avoir accès aux femelles convoitées. Les femelles deviennent alors une ressource limitée et la méthode employée par les mâles pour en garder l'accès dépend de la facilité avec laquelle ils sont capables de les protéger des autres mâles rivaux. Nous avons vu au chapitre précédent les caractéristiques qui rendent une ressource défendable ou non. Quelquefois, ce ne sont pas tant les femelles que les ressources qui leur sont essentielles qui sont défendables. Dans ce cas, le mâle qui arrive à monopoliser l'accès à la ressource pourra en permettre l'exploitation aux femelles qui acceptent de copuler avec lui. Il arrive néanmoins que ni les femelles ni les ressources dont elles ont besoin ne soient défendables. Ne reste alors que la vitesse et l'habileté à détecter des femelles, caractéristiques qui seront essentielles pour avoir accès au plus grand nombre de partenaires. Nous explorerons plus en détail ces cas de figure.

Les femelles sont une ressource défendable

Les femelles sont particulièrement défendables lorsqu'elles vivent en groupe, ce qui permet à un mâle d'accéder à plusieurs femelles d'un coup. Les facteurs qui promeuvent leur regroupement se rapportent à la réduction des risques de préation ou à l'accentuation de l'efficacité à exploiter des ressources (chapitre 10). Quelle que soit la raison du regroupement, il favorise la **polygynie**. Les groupes de femelles peuvent être sédentaires, comme c'est le cas des éléphants de mers ; les femelles demeurent, en effet, sur une plage durant toute la période de reproduction, ce qui permet aux mâles d'engager des combats dans le but d'avoir un accès exclusif au groupe. Nous avons vu au chapitre 7 que ces combats sont souvent ritualisés et font appel soit à des structures élaborées, telles les bois des cervidés, les cornes des ovins ou les canines de primates, soit à l'accroissement pur et simple de la taille corporelle, toutes des caractéristiques qui permettent aux mâles de se toiser efficacement et de décider sans causer trop de dommages qui est le plus fort. L'aboutissement de cette forme de compétition est la présence d'un mâle socialement dominant, généralement plus âgé, à la tête d'un groupe uni-mâle/multifemelles, également appelé **harem**.

Quelquefois, les femelles ne forment pas de groupes mais défendent plutôt de petits territoires contenant les ressources dont elles ont besoin. Dans ces cas, les mâles peuvent également devenir polygynes, à condition néanmoins qu'ils réussissent à défendre un super-territoire chevauchant les territoires de plusieurs femelles. C'est le cas notamment du campagnol de Pennsylvanie (*Microtus pennsylvanicus*), un rongeur nocturne d'Amérique du Nord.

Les mâles monopolisent une ressource essentielle aux femelles

Les femelles peuvent former des groupes mobiles, ce qui rend leur défense plus difficile. C'est le cas notamment du zèbre de Grévy (*Equus grevyi*). Un groupe de pouliches erre sur la plaine, profitant des ressources alimentaires disponibles, pendant qu'un étalon défend un vaste territoire d'où il exclut tous les autres mâles. L'étalon

attend que les femelles passent sur son territoire. Elles y seront d'autant plus attirées que les ressources qu'il contient sont abondantes et de qualité. Si elles sont réceptives pendant leur séjour sur son territoire, il pourra copuler avec elles.

Les femelles d'un poisson très commun des récifs coralliens de la mer des Caraïbes, la girelle à tête bleue (*Thalassoma bifasciatum*), le sujet de prédilection du chercheur américain Robert Warner, de l'université de Californie à Santa Barbara, ont des préférences très marquées pour les sites de fraie situés sur certains promontoires à l'extrémité du récif, en aval du courant dominant. Ces postes de fraie réduisent les risques de préation des jeunes zygotes par le récif et ses très nombreux habitants. Les mâles repèrent ces postes de fraie en observant les femelles et se battent avec les autres mâles pour y défendre de petits territoires qui leur procureront un accès exclusif et séquentiel aux femelles qui viennent y frayer. Ces dernières font littéralement la queue pour frayer aux sites les plus populaires, procurant ainsi au mâle territorial plusieurs dizaines de fraies par jour.

Ni les femelles ni les ressources ne sont défendables

Lorsque les femelles sont dispersées dans l'environnement, elles ne sont pas défendables. Les mâles qui réussissent à s'accoupler avec le plus grand nombre sont alors ceux qui possèdent les aptitudes les plus développées pour en détecter la présence. Dans certains cas, il peut simplement s'agir de mâles plus rapides et qui donc réussissent à parcourir de plus grandes distances dans un temps donné, ce qui augmente leurs chances de rencontrer des femelles avec lesquelles ils peuvent s'accoupler. Sachant que les femelles, dans certains cas, émettent des phéromones sexuelles pour attirer leurs partenaires, la sélection sexuelle peut également favoriser l'évolution de certaines structures qui permettent de localiser ces phéromones à de grandes distances. C'est le cas, par exemple, chez le papillon *Bombyx mori* : les mâles, beaucoup plus petits et mobiles que les femelles, possèdent des antennes très développées qui leur servent à détecter la présence de la phéromone femelle, le bombykol, à plusieurs kilomètres de distance.

b) Les compétitions qui suivent l'accouplement

Même si un mâle réussit à s'accoupler avec une femelle, il n'est pas assuré pour autant d'être le père des descendants qu'elle produira. En effet, les femelles s'accouplent fréquemment avec plusieurs partenaires, et ce quel que soit le régime de reproduction, et il existe alors une compétition entre les spermatozoïdes des différents mâles pour féconder les œufs de la femelle. Cette **compétition spermatique** constitue une pression de sélection importante qui va favoriser des stratégies ou des attributs qui augmentent la capacité de fécondation des mâles. Une de ces stratégies consiste simplement à empêcher qu'un autre mâle vienne s'accoupler ultérieurement avec la femelle. Pour cela, le mâle peut effectuer un comportement de **gardiennage post-copulatoire**, comme on en observe chez de nombreuses espèces d'oiseaux, ou prolonger la copulation au-delà du temps requis pour la fécondation, faisant alors office de bouchon copulatoire. Ce type de stratégie est très fréquent chez les insectes : bien

que le sperme soit transféré durant les premières secondes suivant l'accouplement, le mâle peut rester en contact avec la femelle pendant plusieurs heures consécutives. En outre, chez plusieurs espèces, comme l'agrion (*Ceriagrion tenellum*), insecte appartenant à l'ordre des Odonates, il existe une relation positive entre la durée de l'accouplement et la densité des mâles. Chez certaines espèces, le mâle peut même déposer dans le tractus génital de la femelle une substance gélatineuse qui se durcit au contact de l'air dans les minutes suivant l'accouplement, réduisant ainsi ses chances de s'accoupler ultérieurement avec d'autres mâles. Un autre moyen pour empêcher qu'une femelle copule avec d'autres mâles consiste à la rendre non attractive pour ces derniers. Chez les papillons du genre *Heliconius*, par exemple, les mâles déposent durant l'accouplement une substance anti-aphrodisiaque sur les femelles, qui dégradent leurs phéromones sexuelles ou inhibent leur réceptivité. Ce type de stratégies, évidemment, n'est efficace que lorsque le mâle qui s'accouple en dernier est celui qui a le plus de chances de féconder les ovules de la femelle. À l'inverse, lorsque les chances de fécondation sont les plus élevées pour le mâle qui s'accouple en premier, la compétition spermatique peut agir sur l'évolution de la morphologie des organes sexuels pour permettre aux mâles qui s'accouplent ultérieurement de retirer le sperme des mâles précédents. C'est chez les Odonates que cette stratégie est la mieux connue.

Il est intéressant de noter que les femelles pourraient également jouer un rôle actif dans ce type de compétition, en choisissant préférentiellement les spermatozoïdes de certains mâles plutôt que d'autres. Ce mécanisme dit de **choix cryptique**, néanmoins, est difficile à mettre en évidence expérimentalement puisque le choix s'effectue après l'insémination, contrairement au choix du partenaire qui s'effectue avant l'accouplement et qui a de ce fait été beaucoup plus étudié. Quoi qu'il en soit, il s'agirait alors de sélection intersexuelle, sujet que nous abordons à la section suivante.

8.4 COMPORTEMENTS DÉCOULANT DE LA SÉLECTION INTERSEXUELLE

L'importance du choix du partenaire sur l'évolution des caractères a longtemps été sous-estimée. Il s'agit pourtant d'une composante extrêmement importante de la sélection sexuelle qui est responsable notamment des plumes et ornements très développés et très colorés qu'arborent les mâles de nombreuses espèces. Théoriquement, à la fois les mâles et les femelles pourraient exercer un choix et favoriser ainsi l'évolution de certaines caractéristiques chez l'autre sexe. Cependant, comme nous en avons déjà discuté, les femelles ont beaucoup plus à perdre que les mâles en s'accouplant avec un partenaire de mauvaise qualité, et c'est la raison pour laquelle elles sont généralement beaucoup plus sélectives que ne le sont les mâles. Grâce à leur choix, les femelles vont chercher à maximiser le nombre de copies de leurs gènes qui seront transmis aux générations suivantes. Elles peuvent y parvenir en obtenant de la part des mâles soit des bénéfices directs qui affectent leur survie ou leur succès

reproducteur, soit des bénéfices indirects, choisissant alors leurs partenaires sur la base de leur qualité génétique.

a) Obtention de bénéfices directs

L'explication la plus simple pour rendre compte du choix des femelles est qu'elles s'accouplent de préférence avec les mâles qui contribuent directement à améliorer leur potentiel reproducteur et/ou leur survie. Dans de nombreux cas, les mâles défendent des territoires qui contiennent des ressources nécessaires à la reproduction. Les femelles discriminent alors la qualité des territoires en fonction de la quantité de ressources qu'ils contiennent, et qui affectent directement le nombre de descendants qu'elles peuvent produire. Lorsque les jeunes nécessitent des soins parentaux, l'investissement paternel peut également être déterminant pour la survie des descendants. Les femelles ont alors intérêt à choisir les mâles qui prodiguent les meilleurs soins parentaux. Cela a été observé en particulier chez une espèce de gobie (*Pomatoschistus minutus*), chez laquelle les soins parentaux sont prodigues exclusivement par les mâles. Bien que les plus gros mâles soient de meilleurs compétiteurs, ils ne s'occupent pas davantage des jeunes que les plus petits mâles et ne leur sont donc pas préférés. Chez plusieurs espèces, les mâles sont également obligés de faire des offrandes nuptiales aux femelles pour qu'elles acceptent de s'accoupler. C'est le cas, par exemple, chez la mouche scorpion (*Hylobittacus apicalis*). Non seulement les femelles ne s'accouplent qu'avec les mâles qui leur offrent une proie qu'elles peuvent consommer durant la copulation, mais elles ajustent également la durée de la copulation en fonction de la taille de l'offrande. Or une copulation dont la durée est inférieure à 7 minutes ne permet pas au sperme d'être transféré, ce qui oblige les mâles à capturer des proies de grande taille s'ils veulent maximiser leurs chances de produire des descendants, et ce, en dépit des risques de mortalité qu'ils encourrent durant la capture. Cette stratégie est très avantageuse pour les femelles, car non seulement elles acquièrent ainsi des nutriments qui leur permettent de pondre un plus grand nombre d'œufs, mais elles peuvent également réduire le temps qu'elles passent à capturer des proies, et ont de ce fait moins de risques de mourir.

b) Obtention de bénéfices indirects

Comparativement aux exemples que nous venons de voir, les décisions des femelles semblent, dans certains cas, beaucoup plus difficiles à expliquer puisqu'elles n'obtiennent apparemment aucun bénéfice. Encore plus étonnant, elles préfèrent souvent les mâles qui ont des traits qui sont néfastes à leur survie. Cela est particulièrement vrai chez les espèces qui forment des **leks**.

Lek

Endroit dépourvu de ressources où se rassemble traditionnellement un groupe de mâles qui exécutent ensemble des parades nuptiales.

Chez ces espèces, la majorité des femelles a une préférence pour le mâle ayant les attributs les plus développés ou colorés, et ce, même si ces caractères réduisent sa capacité à se déplacer ou augmentent son risque de préddation. Dans ce cas, l'évolution des traits des mâles est expliquée par les préférences des femelles, et nous verrons un peu plus tard pourquoi les femelles ont de telles préférences.

D'un point de vue évolutif, le premier mécanisme permettant d'expliquer l'importance du choix de partenaire sur le développement des caractères sexuels secondaires a été proposé par Ronald Fisher (1930) [1]. Son modèle est basé sur l'idée que les femelles, à l'intérieur d'une population, sont davantage attirées par certains types de mâles, par exemple ceux présentant les rectrices (plumes de la queue) les plus longues. Comme nous le verrons ultérieurement, le fait de préférer ces mâles particuliers peut être avantageux pour les femelles si le trait confère directement ou indirectement une meilleure survie à son porteur. Néanmoins, cela n'est pas une obligation et il est possible également que ces préférences aient évolué initialement dans un tout autre contexte que celui du choix de partenaire. Pour pouvoir expliquer l'évolution des caractères, il est nécessaire en revanche qu'à la fois les préférences des femelles et les caractères des mâles sur lesquels elles basent leur choix soient héritables et que les facteurs génétiques, responsables de la préférence des femelles et du caractère des mâles, soient transmis aux descendants. En d'autres termes, si une femelle préfère les mâles ayant les plus longues plumes, elle produira des descendants ayant à la fois les gènes qui codent pour ce trait et ceux qui codent pour la préférence pour les longues plumes. Parmi tous les descendants produits, cependant, seuls les fils exprimeront le trait tandis que les filles exprimeront uniquement la préférence. Étant donné que les mâles ayant les plumes les plus longues vont mieux se reproduire, la taille moyenne de ce caractère augmentera de génération en génération. De plus, en raison de la corrélation génétique, les femelles vont également préférer au cours du temps des plumes de plus en plus développées. Ce **processus d'emballement** pourrait théoriquement se poursuivre indéfiniment. L'évolution des caractères, cependant, ne semble pas illimitée, puisqu'à partir d'un certain niveau de développement, les traits deviennent tellement coûteux à produire ou à porter que la sélection naturelle stoppe alors leur évolution.

Tel que mentionné précédemment, différentes théories permettent d'expliquer l'origine des préférences des femelles pour certains caractères mâles. Nous les aborderons à tour de rôle.

Théories permettant d'expliquer l'origine des préférences des femelles

- Principe du handicap
- Hypothèse d'Hamilton et Zuk
- Hypothèse du handicap d'immunocompétence
- Hypothèse du biais sensoriel

Comme l'avait remarqué Darwin, les traits importants dans le contexte du choix du partenaire sont souvent très coûteux à produire et à maintenir tout en réduisant la survie des individus qui en sont porteurs. Leur évolution de ce fait ne peut s'expliquer

par la sélection naturelle. Selon Amotz Zahavi (1975) [2], néanmoins, c'est précisément à cause du coût qui leur est associé que ces caractères ont évolué, car ils constituent ainsi des indicateurs honnêtes que les femelles peuvent utiliser pour estimer la qualité génétique des mâles. En effet, selon le **principe du handicap**, seuls les mâles de bonne qualité seraient capables de payer un tel coût et de survivre en dépit de ce handicap. Paradoxalement, les femelles vont donc préférer les mâles ayant les plus gros handicaps, car plus le trait est coûteux, plus il est fiable et honnête. Les femelles qui choisissent de tels mâles sont ainsi assurées de produire des fils qui hériteront des bons gènes de leur père. La taille et la coloration des caractères sexuels secondaires pourraient en particulier refléter la résistance aux parasites et aux maladies des individus qui les portent (Hamilton et Zuk, 1982) [3]. Ce sont les biologistes Bill Hamilton et Marlène Zuk qui, les premiers, ont appliqué l'idée des bons gènes à la résistance parasitaire et cette application particulière du principe du handicap est donc connue sous le nom de l'**hypothèse d'Hamilton et Zuk**.

Preuves en faveur de l'hypothèse d'Hamilton et Zuk

Les travaux du biologiste Anders Møller sur l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*) appuient cette hypothèse. Les mâles possédant les rectrices les plus longues sont ceux qui sont préférés des femelles et qui se reproduisent le plus tôt dans la saison de reproduction. Outre le coût physiologique associé à ce caractère, la longueur des rectrices affecte la survie des mâles. Pour montrer cet effet, Møller a en effet manipulé expérimentalement la longueur des rectrices. Les mâles des traitements contrôles étaient des mâles dont les rectrices étaient non altérées, tandis que ceux des deux autres groupes expérimentaux subissaient soit un allongement soit au contraire un raccourcissement de leurs plumes. Le taux de survie relatif des mâles était ensuite estimé comparativement à celui des groupes contrôles. Tel qu'indiqué sur la figure 8.3, les individus dont la queue est expérimentalement allongée ont une probabilité de survie plus faible que ceux dont la queue est au contraire expérimentalement raccourcie (figure 8.3). Il existe donc bien un coût associé à ce trait.

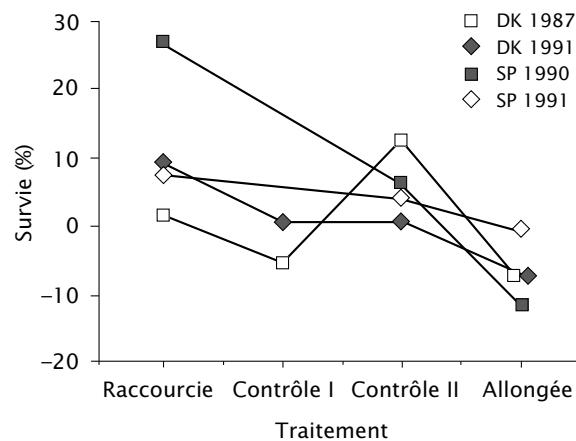
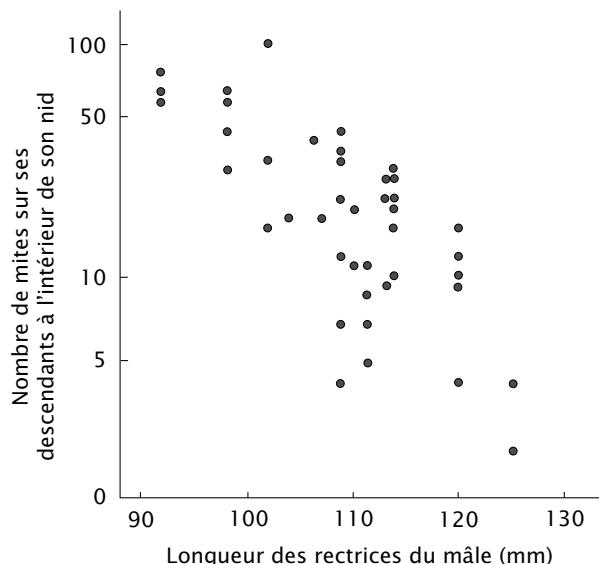


Figure 8.3 – Effet de la longueur des rectrices sur le taux de survie des mâles.

Les différents symboles utilisés représentent chacun une année ou un site d'étude différent. Modifié d'après Møller et de Lope (1994) [4].

De plus, tel que prédit par l'hypothèse d'Hamilton et Zuk, la taille des rectrices est un indicateur de la résistance parasitaire des mâles, et cette résistance est transmise aux descendants. Les mâles possédant les rectrices les plus longues ont par conséquent des descendants dont la charge parasitaire est réduite comparativement aux mâles de moins bonne qualité (figure 8.4).



système immunitaire performant leur permettant de détourner ces molécules vers des caractères sexuels secondaires.

Les théories dont nous venons de discuter stipulent que les traits utilisés par les femelles lors du choix de partenaire constituent des indicateurs honnêtes de la qualité des mâles et auraient de ce fait évolué avant les préférences des femelles. À l'inverse, l'**hypothèse du biais sensoriel** suppose que les femelles présentent une préférence latente pour un caractère donné, qui a évolué initialement dans un autre contexte que celui du choix de partenaire et que les mâles ont exploité ultérieurement. Si une femelle ne se nourrit que de baies rouges, par exemple, son système visuel va évoluer au cours du temps pour être de plus en plus efficace à détecter ce type de proies. Les femelles vont donc être beaucoup plus sensibles à cette couleur, de sorte qu'un mâle mutant présentant un caractère rouge va être plus facilement détecté par les femelles et devrait par conséquent être plus fréquemment choisi que les autres mâles qui n'ont pas ce trait.

Comment mettre en évidence l'existence d'un biais sensoriel ?

Étant donné que chez les espèces actuelles, à la fois les mâles et les femelles présentent respectivement le trait et la préférence, il est impossible de discriminer entre ces hypothèses et de savoir *a priori* lequel des deux a évolué en premier. Un moyen d'y parvenir, cependant, consiste à choisir une seconde espèce qui est très proche mais dont les mâles ne possèdent pas le caractère sexuel secondaire. On peut alors tester si les femelles de cette seconde espèce préfèrent le phénotype normal de son espèce ou bien un phénotype expérimental qui correspond à un mâle de son espèce mais auquel on aurait expérimentalement ajouté le caractère. Cette approche a été utilisée, par exemple, pour mettre en évidence l'existence d'une préférence latente des femelles pour les mâles possédant une crête chez les Alcidés. Il s'agit d'une famille d'oiseaux marins comprenant cinq espèces ; chez deux d'entre elles, à la fois les mâles et les femelles ont une crête sur le dessus de la tête, tandis que chez les trois autres espèces aucun des deux sexes ne possède cet ornement. Bien que ce trait soit absent chez la Starique minuscule (*Aethia pusila*), les femelles ont malgré tout une forte préférence pour les mâles à qui on a ajouté une crête, ce qui indique que les préférences des femelles pour cet attribut auraient évolué avant son apparition.

c) Transmission culturelle des préférences

La majorité des études sur le choix du partenaire suppose que les préférences des femelles pour certains caractères sont déterminées génétiquement et que les femelles prennent des décisions indépendamment les unes des autres. Cependant, l'environnement social joue également très souvent un rôle sur les préférences des femelles, dont les décisions sont influencées par les choix de leurs congénères. Parmi les différents mécanismes de choix non indépendant, l'**imitation** est celui qui a été le plus étudié, tant d'un point de vue expérimental que théorique.

Imitation

Mécanisme de choix non indépendant, qui est caractérisé par le fait que les femelles, après avoir observé le choix d'une autre femelle, vont s'accoupler de préférence avec le même mâle que cette dernière.

Plusieurs modèles faisant usage de la théorie des jeux ont prédit que copier serait avantageux pour les femelles lorsque le temps requis pour estimer la qualité des mâles est long, puisque les femelles pourraient ainsi obtenir rapidement beaucoup plus d'informations. Également, ils prédisent que cette stratégie devrait être essentiellement utilisée par les jeunes femelles dont les capacités de discrimination sont encore faibles, et qui vont pouvoir, en copiant le choix de femelles plus expérimentées, obtenir des estimations bien meilleures concernant la qualité de chaque mâle. L'imitation du choix de partenaire a été mise en évidence chez de nombreuses espèces polygynes, en particulier chez le guppy. Conformément aux résultats attendus, Lee. A. Dugatkin et Jean-Guy Godin ont également montré que seules les jeunes femelles copient le choix de femelles plus âgées, tandis que les femelles âgées, à l'inverse, ne copient jamais le choix de femelles plus jeunes. Ce mécanisme d'imitation va avoir pour conséquence d'uniformiser le choix des femelles pour un ou quelques mâles particuliers de la population et d'augmenter la variabilité en termes de succès reproducteur entre les mâles. Comme le processus d'emballlement, il va donc favoriser l'évolution de certains caractères mâles.

8.5 RÉGIMES D'APPARIEMENT

Comme nous l'avons vu précédemment, les intérêts des mâles et des femelles sont souvent divergents. Étant donné que les mâles ont un potentiel reproducteur supérieur à celui des femelles, ils ont intérêt à s'accoupler avec le plus grand nombre de femelles, tandis que les femelles, au contraire, ont avantage à discriminer les mâles en fonction de leur qualité pour ne s'accoupler qu'avec les meilleurs d'entre eux. L'anisogamie a donc des implications non seulement au niveau de la sélection sexuelle, mais aussi au niveau du régime d'appariement et du partage des soins parentaux. Nous passerons donc en revue les différents régimes d'appariement, verrons quelles sont les conditions qui favorisent un système plutôt qu'un autre et comment ces différents conflits peuvent être résolus.

a) La monogamie

La **monogamie** est un régime d'appariement d'exception particulièrement commun chez les oiseaux, mais que l'on retrouve également chez quelques espèces de poissons et de primates. Chez les espèces monogames, un mâle et une femelle s'associent le temps de la saison de reproduction. Le système est exceptionnel dans la mesure où, selon le principe de Bateman, un mâle maximise son succès reproducteur en multipliant le nombre de ses partenaires, ce qui n'est pas compatible avec la monogamie. Il faut donc, pour que la monogamie existe, soit que les femelles refusent de s'associer à des mâles déjà accouplés, soit que la reproduction du mâle soit maximisée en demeurant avec une seule femelle plutôt qu'en allant en féconder d'autres. C'est le cas notamment lorsque la survie des jeunes dépend d'un effort concerté de deux adultes. L'exemple le plus extrême est sans doute celui du manchot empereur, qui se reproduit en plein hiver antarctique. Dans ces conditions difficiles, le rejeton n'a

aucun espoir de survivre sans la collaboration des deux parents. Le père incubera seul l'œuf pendant les longues semaines où la femelle s'absente pour se nourrir en mer. La mère, une fois de retour, nourrira seule le poussin pendant que le père cette fois retournera se rassasier en mer.

Depuis l'avènement des marqueurs moléculaires qui permettent d'identifier les liens génétiques entre les individus, un grand nombre d'études ont été en mesure d'établir que la monogamie sociale, comme nous l'avons décrite ci-dessus, ne correspond pas toujours au système d'appariement génétique. Pour tout dire, les jeunes qu'élève un mâle ne sont pas toujours les siens. Il serait alors plus prudent de distinguer le régime d'appariement social, celui que l'on observe à partir des associations entre mâles et femelles, du régime d'appariement génétique, qui préside à la production des jeunes. Nous savons maintenant que les femelles de plusieurs espèces socialement monogames recherchent activement des copulations hors-couple à l'insu de leur partenaire, souvent en faveur de mâles qui portent des attributs les rendant plus désirables que leur partenaire social.

b) La polygynie

La **polygynie** est une forme de polygamie où chaque femelle est fécondée par un mâle tandis que chaque mâle peut féconder plusieurs femelles. C'est à l'intérieur de ce régime de reproduction que le succès reproducteur des mâles est le plus variable, quelques mâles réussissant à s'accoupler avec la majorité des femelles, la majorité étant en revanche incapable de fertiliser une seule femelle. On distingue trois types de polygynie, dont nous discuterons tour à tour.

Types de polygynie

- 1) La polygynie de harem, basée sur la monopolisation des femelles.
- 2) La polygynie basée sur la monopolisation des ressources.
- 3) La polygynie de lek.

La **polygynie basée sur la monopolisation des femelles**, ou polygynie de harem, se produit lorsque les femelles vivent en groupe, pour des raisons qui ne sont pas liées à la reproduction. Comme nous l'avons vu au chapitre 7, elles deviennent alors une ressource défendable. Les mâles se livrent donc fréquemment à des combats pour le monopole sexuel du groupe et le vainqueur impose la polygynie aux femelles. Cette forte compétition intra-sexuelle résulte le plus souvent en un fort dimorphisme de taille : chez les éléphants de mer, par exemple, le poids du mâle peut être jusqu'à 4 fois supérieur à celui de la femelle.

La **polygynie basée sur la monopolisation des ressources** se produit lorsque les femelles sont à l'affut de ressources qui sont cruciales pour la reproduction. Les mâles qui réussissent à monopoliser suffisamment de ressources pour satisfaire aux besoins de plus d'une femelle parviennent donc à s'accoupler avec plusieurs partenaires. Dans ces cas, les femelles ont avantage à choisir d'être polygynes avec les mâles dont les territoires atteignent le **seuil de polygynie**. En effet, le modèle du seuil de polygynie, proposé par Gordon H. Orians, considère que le succès reproducteur

d'une femelle est positivement corrélé à la quantité de ressources disponibles sur le territoire. Si la qualité des territoires défendus par les mâles est très variable, le succès reproducteur d'une femelle peut être plus élevé si elle décide de s'établir sur le territoire d'un mâle qui est déjà accouplé, et ce, même si elle doit alors partager les ressources avec une autre femelle, plutôt que sur le territoire d'un mâle seul (figure 8.5).

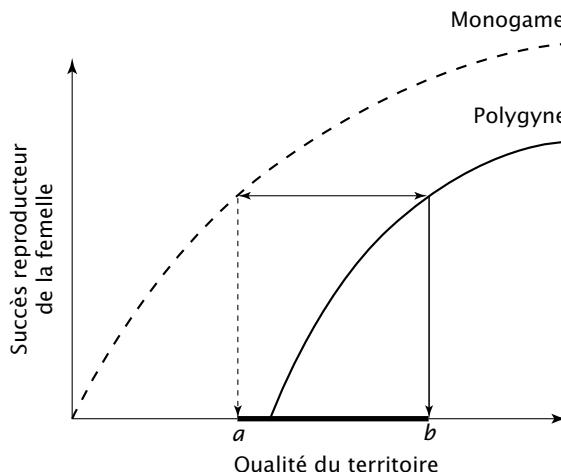


Figure 8.5 – Succès reproducteur d'une femelle en fonction de la qualité du territoire du mâle avec lequel elle décide de s'accoupler.

Une des courbes représente le succès d'une femelle monogame, tandis que l'autre représente le succès d'une femelle polygyne qui partage le territoire avec une autre femelle. Dans cet exemple, le succès d'une femelle monogame qui s'accouple avec un mâle défendant un territoire de qualité *a* est équivalent à celui d'une femelle polygyne qui s'accouple avec un mâle défendant un territoire de qualité *b*.

Enfin, si la contribution des mâles est limitée exclusivement à l'insémination des femelles et que les femelles ne sont pas regroupées, la **polygynie de lek** se produit. Les mâles se rassemblent alors sur une aire commune, appelée « lek » (mot venant du suédois et désignant une aire de jeux), où ils défendent un minuscule territoire de parade. Les femelles y défilent une à une pour examiner les mâles qui y paradent avant de jeter leur dévolu sur celui qu'elles auront choisi. Il s'agit du régime d'appariement à l'intérieur duquel la sélection sexuelle est la plus intense et qui favorise l'évolution des caractères sexuels secondaires très coûteux dont nous avons discuté précédemment. La polygynie résulte ici d'un étonnant unanimisme des femelles envers quelques mâles du lek, généralement les plus dominants et/ou ceux présentant les attributs les plus développés, qui réussissent à obtenir une part démesurée des accouplements. Cette forte variabilité en termes de succès reproducteur soulève la question de l'intérêt à se regrouper en leks pour les mâles de moins bonne qualité. En effet, sachant que ces mâles sont le plus souvent incapables de s'accoupler avec une femelle lorsque ces dernières ont l'opportunité de choisir un mâle de meilleure

qualité, ils auraient *a priori* tout intérêt à se positionner en d'autres endroits où la compétition serait moins intense. Pour expliquer l'origine et le maintien des leks, malgré ce paradoxe apparent, trois hypothèses ont été proposées (encart 8.1).



ENCART 8.1 Le paradoxe des leks

Hypothèse de la préférence des femelles

Les mâles se regroupent en leks car les femelles préfèrent les mâles qui paradent en groupe, pouvant ainsi comparer plus rapidement la qualité d'un grand nombre de partenaires potentiels.

Hypothèse du point chaud

Les mâles se rassemblent en des lieux qui sont très fréquentés par les femelles, en particulier des aires d'alimentation, pour augmenter le taux de rencontre avec ces dernières.

Hypothèse des beaux mecs

Si les femelles ont une forte préférence pour certains mâles (les « beaux mecs ») et que ces derniers sont présents dans la population en faible proportion, il pourrait être avantageux pour les mâles les moins attirants de se positionner à côté de ces mâles préférés pour tenter d'intercepter les femelles lorsqu'elles viennent visiter leurs leks.

c) La polyandrie

La **polyandrie** est un système peu répandu qui se retrouve essentiellement chez quelques espèces d'oiseaux, surtout des petits échassiers, et quelques mammifères. Il s'agit d'un système où chaque femelle est associée à plusieurs mâles alors que chaque mâle n'est associé qu'à une seule femelle. Dans ce cas, le mâle contribue à l'ensemble des soins parentaux. Le système est rare et se retrouve lorsque, pour une raison ou une autre, le succès reproducteur des femelles est limité par leur accès aux mâles. C'est le cas notamment chez quelques espèces de petits échassiers qui nichent dans l'Arctique, un environnement caractérisé par une très forte productivité concentrée dans un été très court. Cette forte productivité permet aux femelles de produire de nombreuses couvées mais la brève saison estivale ne leur permet pas de les élever successivement. Dans ce cas, elles ont donc avantage à s'accoupler avec plusieurs mâles, laissant à chacun le soin d'élever ses petits.

d) La polygynandrie

La promiscuité sexuelle ou, plus savamment, la **polygynandrie** est un régime passablement répandu. Il s'agit d'un système avec assez peu de règles (on pourrait même dire qu'il s'agit d'une absence de système !) où chaque mâle féconde plusieurs femelles et chaque femelle se laisse féconder par plusieurs mâles. Ce régime a cours lorsqu'il est impossible pour les mâles et les femelles de monopoliser l'accès aux individus de l'autre sexe.

e) Stratégies alternatives

Il est intéressant de noter que même si l'on associe à chaque espèce un régime de reproduction particulier, il est très fréquent que les mâles à l'intérieur d'une même population utilisent différentes stratégies pour parvenir à se reproduire. En particulier chez les espèces polygynes, seuls les mâles les plus dominants ont généralement la capacité de défendre des territoires ou de monopoliser un groupe de femelles. Les autres mâles n'ont alors pas d'autre choix que d'utiliser des stratégies alternatives visant à déjouer le mâle dominant (voir chapitre 7).

8.6 SOINS PARENTAUX

Les **soins parentaux** définissent l'ensemble des comportements que l'un ou les deux parents effectuent pour améliorer la viabilité de leurs descendants. Ils incluent aussi bien la construction d'un nid ou d'un terrier, la quantité de réserves déposées dans les œufs, l'incubation des œufs ou encore la défense et le nourrissage des jeunes. Étant donné que les soins parentaux sont coûteux, ils génèrent de nombreux conflits d'intérêts, impliquant non seulement les parents pour décider lequel des deux va prendre soin des jeunes, mais également les parents et leurs enfants, concernant la durée des soins.

a) Qui prend soin des petits ?

Sachant que les deux sexes auraient intérêt à ne pas investir dans les soins parentaux, un des facteurs qui va déterminer lequel des deux parents s'occupe des descendants est le mode de fertilisation. En effet, lorsque le mode de fertilisation est interne, les soins sont assurés le plus souvent par la mère, car le mâle a l'opportunité de déserter en premier, obligeant alors la femelle à s'occuper des descendants. De plus, contrairement aux femelles qui sont assurées d'être la mère des descendants qu'elles produisent, les mâles ont toujours dans ce cas un doute concernant leur paternité. Ils ne vont donc pas risquer dans la plupart des cas d'investir de l'énergie pour élever des jeunes dont ils ne seraient pas le père biologique. À l'inverse, chez les espèces où le mode de fertilisation est externe, les œufs sont le plus souvent pondus sur le territoire d'un mâle qui les fertilise ultérieurement. Il peut alors les protéger et les surveiller pour maximiser ses chances de paternité et assure de ce fait la totalité des soins.

Des contraintes physiologiques peuvent également expliquer le partage des soins parentaux. Par exemple, chez les oiseaux, aucune activité n'étant restreinte à un seul des deux sexes, les soins sont le plus souvent assurés par les deux parents. Chez les mammifères, par contre, la gestation et la production de lait sont assurés exclusivement par la mère, et les mâles par conséquent prodiguent généralement peu ou pas de soins.

b) Ajustement de la quantité de soins en fonction de la qualité du père

Les soins parentaux sont très coûteux, puisque les parents dépensent non seulement de l'énergie mais ils perdent également des opportunités de produire d'autres descendants. La sélection devrait donc agir pour que les individus soient capables d'ajuster leur investissement en fonction des conditions. Par exemple, il a été suggéré que les femelles devraient investir davantage dans les descendants qui auront le potentiel, une fois l'âge adulte atteint, de produire une descendance nombreuse. Nous avons vu précédemment que les femelles ont souvent des préférences pour certains caractères phénotypiques, qui reflètent la qualité génétique de leur partenaire. Les femelles qui parviennent à se reproduire avec des mâles présentant de tels attributs devraient donc augmenter leur investissement pour maximiser la probabilité que leurs descendants survivent jusqu'à l'âge adulte. Appuyant cette hypothèse, des travaux récents ont montré que chez le diamant mandarin, les femelles déposent plus d'androgènes dans leurs œufs lorsqu'elles se sont accouplées avec un mâle très attirant. Or la concentration d'androgènes affecte directement le développement des jeunes.

c) Conflits entre les parents et leurs descendants

La durée des soins optimale est évidemment différente pour les parents et leurs descendants : les parents ont intérêt à cesser d'investir dans une reproduction le plus tôt possible pour pouvoir investir rapidement dans une autre descendance, tandis que les jeunes ont au contraire intérêt à prolonger les soins beaucoup plus longtemps. Ce conflit d'intérêt se manifeste le plus souvent par un changement de comportement des parents, qui, après un certain temps passé à s'occuper de leurs jeunes, les délaisse ou même deviennent agressifs envers eux. L'existence d'un tel conflit a été expliquée pour la première fois par Trivers (1974) [7]. Son explication, basée sur la théorie de la sélection de parentèle (voir chapitres 5 et 10), suppose que le fait d'investir dans des soins parentaux induit un coût c mais procure également un bénéfice b aux parents. À la fois le coût et le bénéfice augmentent avec la durée des soins et donc l'âge des descendants (figure 8.6). Pour les parents, la meilleure stratégie consiste à cesser d'investir dans la reproduction actuelle lorsque le coût devient supérieur au bénéfice. En d'autres termes, ils devraient cesser tout comportement parental lorsque le rapport c/b est égal à 1. Les descendants, par contre, ont avantage à ce que les soins perdurent jusqu'à ce que le coût soit deux fois plus important que le bénéfice. Cela est dû au fait que le coefficient d'apparentement entre les enfants et leurs parents est de 0,5 chez les espèces diploïdes (voir chapitre 10). L'aptitude inclusive des descendants, par conséquent, ne commence à décliner que lorsque le rapport c/b est égal à 2. Le temps nécessaire pour que la valeur du rapport c/b passe de 1 à 2 constitue donc une période de conflit entre les parents et leurs descendants.

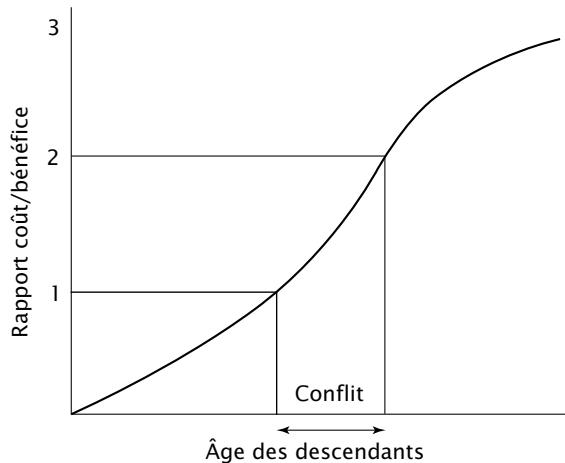


Figure 8.6 – Rapport entre le coût et le bénéfice en fonction de l'âge des descendants.

Lorsque le rapport est inférieur à 1, à la fois la mère et ses descendants ont intérêt à prolonger la durée des soins. Étant donné par contre que l'aptitude inclusive des descendants ne commence à décliner que lorsque le rapport devient supérieur à 2, il existe un conflit d'intérêt entre parents et enfants lorsqu'il varie entre 1 et 2.

Points clefs

- L'anisogamie est un système où les mâles produisent de petits gamètes mobiles et les femelles de gros gamètes sessiles. En conséquence, les mâles peuvent produire plus de gamètes au cours de leur vie que les femelles, de sorte que le succès reproducteur des mâles s'accroît avec le nombre de partenaires sexuels, mais ce n'est pas le cas pour les femelles : c'est le principe de Bateman.
- Même si les mâles peuvent féconder plusieurs femelles, la sex-ratio attendue est une proportion de mâles et de femelles qui correspond aux coûts nécessaires à la production d'un individu de chaque sexe, le plus souvent une sex-ratio de 1,0.
- Les comportements issus de la sélection intra-sexuelle se partagent entre ceux qui agissent avant ou après la fécondation. Les premiers prennent l'aspect de combats qui permettent l'évolution d'armements lorsque les femelles peuvent être monopolisées ou lorsqu'elles ont besoin d'une ressource qui peut être monopolisée par un mâle. Lorsque ni les femelles ni les ressources dont elles ont besoin ne peuvent être monopolisées, les mâles se livrent à des concours de rapidité qui favorisent l'évolution de leur capacité de détection et de déplacement.
- Les compétitions post-fécondation prennent la forme de compétitions spermatiques qui donnent lieu à des caractères servant à donner préséance à leur sperme.

Points clefs

- La sélection intersexuelle découle des préférences d'un sexe (souvent les femelles) pour des caractères que possèdent les membres de l'autre sexe. Elle peut avoir évolué parce qu'elle procure des avantages directs à la femelle, par exemple un accès privilégié aux ressources monopolisées par le mâle préféré, ou parce qu'elle procure des bénéfices indirects, généralement la qualité génétique du mâle qui sera transmise à ses descendants.
- Cette forme de sélection donne lieu à l'évolution de traits exagérés chez le mâle. Ces traits évoluent par un processus d'emballement et leur origine peut être expliquée par le principe du handicap ou la théorie de l'exploitation sensorielle.
- La monogamie sociale existe lorsqu'un mâle et une femelle s'associent le temps d'une saison de reproduction. Elle est distincte de la monogamie génétique. La monogamie requiert qu'il soit plus profitable aux mâles de demeurer avec une seule partenaire pour l'aider à l'élevage plutôt que de l'abandonner pour en féconder une autre.
- La polygynie est un système où chaque femelle est fécondée par un mâle alors que les mâles fécondent plusieurs femelles. Certaines formes de polygynie s'expliquent par le modèle du seuil de polygynie, alors que d'autres, tels que la polygynie de lek, peuvent s'expliquer par la théorie du point chaud ou celle des « beaux mecs ».
- La polyandrie existe lorsque chaque mâle féconde une seule femelle alors que la femelle est fécondée par plusieurs mâles.
- La polygynandrie ou promiscuité existe lorsque les femelles et les mâles ont des partenaires multiples au cours de la même saison de reproduction.
- Le temps et l'énergie investis par chacun des deux parents dans les soins parentaux sont le résultat le plus souvent de conflits d'intérêt qui existent non seulement entre le mâle et la femelle, mais également entre les parents et leurs descendants.

Pour en savoir plus

CHAPUISAT M., « Allocation différentielle des ressources dans la progéniture mâle et femelle », pp. 331-363, dans *Écologie comportementale : Cours et Questions de réflexion* (Danchin É., Giraldeau L.-A. et Cézilly F. dir.) Dunod, Paris, 2005.

DANCHIN E. et CÉZILLY F., « La sélection sexuelle : un processus évolutif », pp. 235-298, dans *Écologie comportementale : Cours et Questions de réflexion* (Danchin É., Giraldeau L.-A et Cézilly F. dir) Dunod, Paris, 2005.

Questions de révision

- 8.1** Expliquez comment la différence entre un mâle et une femelle est associée au Principe de Bateman.
- 8.2** Comment arrive-t-on à expliquer la monogamie dans le contexte du principe de Bateman ?
- 8.3** Si la sélection agissait pour le bien de l'espèce, quelle serait la sex-ratio attendue au sein d'une population ? Expliquez votre réponse.
- 8.4** Il a été rapporté dans une étude comparative que la masse testiculaire d'espèces polygyynes est plus importante que celle d'espèces monogames. Expliquez si, d'après vous, il s'agit ici de sélection naturelle ou de sélection sexuelle, et si c'est ce dernier cas, de quelle sorte de sélection sexuelle il s'agit.
- 8.5** Expliquez comment le stockage de caroténoïdes dans le bec jaune d'un oiseau mâle peut s'expliquer à partir du principe du handicap.
- 8.6** Si on rapporte dans les journaux qu'une nouvelle espèce d'oiseaux vient d'être découverte, chez laquelle les femelles sont plus grosses que les mâles et possèdent des ergots, à quel genre de système d'appariement vous attendez-vous ?
- 8.7** À quoi fait référence le « seuil » dans le modèle de seuil de polygynie ?

Réponses

8.1 Un mâle et une femelle n'existent que dans un système d'anisogamie où, par convention, le mâle est l'individu qui produit de petits gamètes mobiles, les spermatozoïdes, et la femelle, celui qui produit de gros gamètes sessiles et coûteux, les ovules, qui contiennent toutes les réserves énergétiques nécessaires à alimenter les divisions cellulaires de l'embryon. Puisque les ovules sont plus coûteux à produire, les mâles peuvent produire plus de gamètes que les femelles. Il en résulte que la descendance d'un mâle est limitée par le nombre de partenaires qu'il peut avoir alors que ce n'est pas le cas pour les femelles : c'est le principe de Bateman. Cette asymétrie fait en sorte que la sélection sexuelle agira pour favoriser chez les mâles l'évolution de caractères qui leur permettent d'avoir accès au plus grand nombre de femelles.

8.2 Compte tenu du principe de Bateman, il faut, pour que la monogamie existe, que les mâles obtiennent plus de descendants en demeurant avec une femelle et en l'aïdant à élever les petits qu'en l'abandonnant pour tenter d'en féconder d'autres. Cela est souvent le cas lorsque les petits ont besoin de soins parentaux des deux parents pour survivre.

8.3 On s'attendrait à une sex-ratio fortement biaisée vers les femelles de sorte qu'il y aurait juste assez de mâles pour féconder toutes les femelles. Puisque la descendance

d'une population est limitée par le nombre de femelles, une espèce qui maximise le nombre de femelles aura une descendance plus importante qu'une autre qui produirait plus de mâles.

8.4 Il est possible que l'accroissement de la masse testiculaire soit nécessaire pour produire un sperme contenant une plus forte concentration de spermatozoïdes. Si c'est le cas, on pourrait expliquer la différence entre les espèces monogames et polygynes par l'effet de la sélection sexuelle. Dans les cas de polygynie, les mâles auraient avantage à produire plus de spermatozoïdes afin de gagner les concours spermatiques. Dans ce cas, il s'agit de sélection sexuelle intra-sexuelle.

8.5 Nous savons que les molécules de caroténoïdes, des pigments orangés, jouent un rôle très important dans la réponse immunitaire. Il est donc coûteux de détourner ces précieuses molécules vers le bec où leur présence est un signal honnête et coûteux de la capacité immunitaire du mâle. La couleur peut donc agir à titre de handicap révélateur.

8.6 Il s'agit ici d'un cas d'inversion du dimorphisme sexuel où la femelle possède des caractères de combat généralement associés aux mâles. On peut s'attendre dans ce cas à ce que les femelles soient en compétition entre elles pour accéder aux fécondations. Il s'agirait alors sans doute d'un système d'appariement de polyandrie.

8.7 Le seuil fait référence à la différence minimale de qualité entre les territoires de deux mâles pour qu'il soit plus profitable à une femelle d'être polygyne avec un mâle possédant le territoire de meilleure qualité que monogame avec le mâle possédant le territoire de moindre qualité.

COMMUNICATION ET INFORMATION SOCIALE

9

PLAN	9.1 Les types de communication 9.2 Indiscrétion 9.3 Information sociale 9.4 Origine des signaux 9.5 Modes et fonctions de la communication
OBJECTIFS	<ul style="list-style-type: none">➤ Apprendre ce qu'est la communication, distinguer un signal d'un indice et reconnaître la communication vraie et la manipulation.➤ Comprendre l'effet de la manipulation sur l'évolution de signaux honnêtes.➤ Apprendre que l'information peut être obtenue par indiscrétion ou par l'usage d'indices sociaux.➤ Savoir que les signaux ont évolué par ritualisation ou par exploitation sensorielle.➤ Découvrir que chaque mode de communication a ses avantages et désavantages.

Il est commun, à l'écoute du chant d'un oiseau, de se demander s'il communique et, le cas échéant, ce qu'il peut bien être en train de raconter. Évidemment, il ne s'agit pas de conversations comme on en entend entre deux personnes, mais si l'on accepte que la communication comporte un échange d'information entre deux individus, il est alors clair que les animaux communiquent. Comment cette communication se fait-elle ? Comment a-t-elle évolué et à quoi peut-elle bien servir ? Voilà les questions que nous aborderons dans le présent chapitre.

9.1 LES TYPES DE COMMUNICATION

a) Qu'est-ce que la communication ?

Il existe un grand nombre de définitions de la communication et, comme c'est souvent le cas, aucune ne semble totalement satisfaire tout le monde. Elles font toutes référence à un comportement qui affecte celui des autres tandis que certaines insistent

également sur le fait qu'une information doit nécessairement être transmise. Cependant, ce ne sont pas tous les comportements ayant un effet sur les autres qui peuvent faire partie de la communication. Il ne faut pas notamment que l'effet du comportement sur les autres soit direct. Prenez, par exemple, un vendeur qui doit débarrasser l'endroit d'un client importun. S'il demande au client de quitter l'endroit, il aura communiqué. Par contre, s'il l'évince *manu militari*, ce n'est plus de la communication.

Information

L'information est une réduction de l'incertitude au sujet de l'état actuel d'une composante biotique ou abiotique de l'environnement.

Ce ne sont pas tous les cas de transmission d'information non plus qui suffisent à caractériser la communication. Prenez un chasseur qui fait craquer une branche sous son pied. En faisant cela, il émet par inadvertance un indice qui peut informer le gibier de sa présence et ainsi lui permettre de s'échapper. Le chasseur a transmis de l'information mais on ne dira pas qu'il a réellement communiqué avec sa proie. La transmission d'information ne suffit donc pas en soi. Elle doit avoir eu lieu à dessein, ou bien il faut pouvoir dire que l'émetteur avait l'« intention » de communiquer cette information.

Il est assez aisément de pouvoir distinguer un **indice** qui fournit une information par inadvertance d'un **signal**, qui, lui, a évolué à dessein pour y arriver. Si vous observez une éolienne et que vous remarquez que ses pales tournent, vous serez alors en mesure de dire qu'il vente et la vitesse de mouvement des pales pourra même vous dire si le vent est fort ou non. Cependant, si la vitesse de rotation des pales de l'éolienne nous informe de l'intensité du vent, il nous apparaît évident que ces pales n'ont pas été construites à cette fin. Leur forme sert plutôt à capturer l'énergie éolienne et à la transformer en mouvements qui servent à activer une turbine. Cette information sur la vitesse du vent, les pales la fournissent par inadvertance. Par contre, la manche à air qu'on retrouve aux abords des pistes de décollage des aéroports n'a aucune autre utilité que de nous donner une indication de la force et de la direction du vent. La manche ne sert qu'à cela, elle a été construite à dessein pour accomplir cette fonction. Alors que les pales d'éoliennes sont des indices, les manches à air sont donc des signaux puisqu'ils émanent d'une « intention » d'informer.

Un signal

Un comportement ou un attribut morphologique qui a évolué à dessein pour informer un ou des récepteurs dans le but d'en modifier le comportement.

La communication

L'émission d'un signal dont l'objectif est d'affecter le comportement d'un récepteur au profit de l'émetteur.



Comment pouvons-nous être sûrs qu'il s'agit d'un comportement qui a évolué dans le but de réduire l'incertitude d'un récepteur ? Pour y arriver, il faudra pouvoir établir que les caractéristiques du comportement correspondent à celles attendues d'un signal, c'est-à-dire d'un comportement que la sélection naturelle a fait évoluer pour minimiser l'incertitude du récepteur.

L'émission ou la fabrication d'un signal implique nécessairement un coût. Il est donc indispensable, pour qu'il puisse évoluer, que son effet sur le comportement du récepteur soit avantageux pour l'émetteur. Par contre, l'effet sur le récepteur peut varier : il peut lui être néfaste ou tout autant bénéfique (tableau 9.1). La capacité de détection du signal par le récepteur ainsi que sa réponse auront un effet puissant sur l'évolution de la forme du signal. On peut ainsi envisager la communication comme une forme de coévolution entre le signal d'un émetteur et la réponse qu'il induit chez le récepteur.

Tableau 9.1 – Les types de communication en fonction de l'effet de la modification du comportement du récepteur.

Émetteur	Récepteur	Type de communication
+	+	Communication vraie
+	-	Manipulation

b) Communication vraie

Pour qu'il y ait de la **communication vraie**, il est nécessaire que les intérêts de l'émetteur et du récepteur convergent, c'est-à-dire que l'émetteur et le récepteur profitent du changement de comportement du récepteur suivant l'émission du signal.

Communication vraie intra-spécifique

Compte tenu de la nécessaire convergence des intérêts de l'émetteur et du récepteur, il n'est pas étonnant qu'un des meilleurs exemples de communication vraie ait lieu parmi une espèce sociale, l'abeille mellifère, où les protagonistes sont des sœurs ouvrières qui travaillent au bien commun de l'essaim (chapitre 10). La communication dans ce cas prend la forme de danses effectuées à l'intérieur de la ruche par les abeilles qui viennent de localiser une source de nourriture. Ces danses ont été étudiées par un des cofondateurs de l'éthologie, Karl von Frisch (chapitre 1).

La danse des abeilles, un exemple de communication vraie

La danse des abeilles s'exécute sur la surface d'un rayon à l'intérieur de la ruche. Elle permet aux ouvrières qui ont découvert une nouvelle parcelle de fleurs de recruter d'autres ouvrières pour qu'elles puissent à leur tour profiter de cette nouvelle découverte. Une fois de retour dans la ruche, la recruteuse régurgite dans un premier temps une partie de sa récolte pour attirer des ouvrières. Elle exécute ensuite à leur intention une danse qui peut être en rond (à gauche) ou frétilante (à droite), selon que la source de nourriture se situe dans un rayon inférieur à 25 m

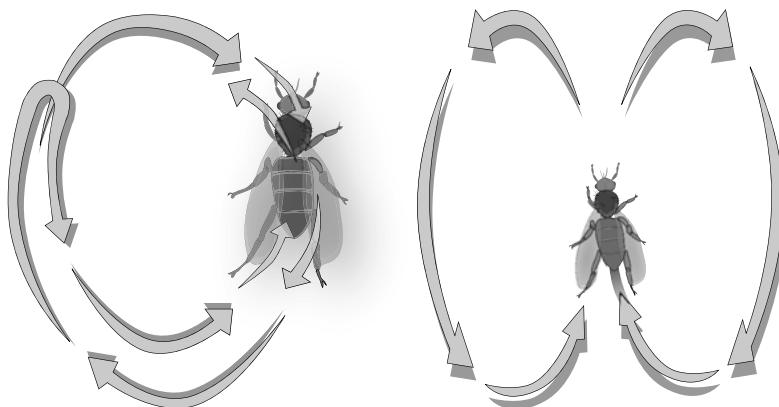


Figure 9.1 - La danse des abeilles.

autour de la ruche, ou à une plus grande distance. La danse en rond consiste simplement à effectuer des cercles dans le sens des aiguilles d'une montre puis dans le sens inverse. La danse frétilante, en revanche, est plus complexe et permet d'indiquer la direction et la distance à laquelle se situe le butin. La recruteuse effectue tout d'abord un court trajet rectiligne, puis elle décrit des demi-cercles symétriques de chaque côté du parcours rectiligne. La direction de ce trajet à l'intérieur de la ruche en rapport avec la verticale renseigne sur la direction de la source de nourriture en rapport avec la position actuelle du soleil dans le ciel, tandis que la vitesse à laquelle la danse est exécutée est négativement corrélée à la distance séparant la ruche de la source de nourriture.

Communication vraie interspécifique

Bien que la plupart des cas où les individus partagent un intérêt commun impliquent des individus de la même espèce, ce n'est pas toujours le cas. Il peut en effet arriver que des membres d'espèces différentes aient des intérêts convergents, ce qui promeut l'évolution de communication vraie. C'est le cas, notamment, de l'indicateur ; cet oiseau africain qui vit dans la savane se nourrit de cire et de larves d'abeilles. La cire et les larves des nids sont difficilement accessibles à l'indicateur car elles sont à l'intérieur de la ruche, protégées par des murs qui ne sont pas faciles à briser. L'indicateur doit généralement compter sur un mammifère, comme un humain, pour ouvrir la ruche, lui rendant ainsi la cire et les larves disponibles. Les intérêts de l'indicateur et de l'humain sont convergents : les deux veulent accéder à une ruche (mais heureusement, pour en extraire des ressources différentes). L'indicateur permet à l'humain de trouver une ruche d'abeilles et donc du miel plus rapidement que s'il devait le découvrir lui-même. L'humain permet à l'indicateur d'avoir accès à la cire et aux larves plus facilement que s'il devait ouvrir le nid lui-même. Les indicateurs ont donc évolué des signes très apparents de recrutement lorsqu'ils découvrent une ruche, signes que les humains ont vite appris à reconnaître. Il s'agit donc d'un cas de communication interspécifique vraie.

Les problèmes de transmission

Même si le message est censé bénéficier tant aux récepteurs qu'aux émetteurs, il arrive que cela ne soit pas toujours le cas. En effet, il peut arriver que le signal soit dégradé ou mal interprété de sorte que le récepteur y répond de manière inappropriée. La probabilité qu'une telle erreur survienne dépend à la fois du signal envoyé et des conditions environnementales dans lesquelles le transfert d'information s'effectue. Les signaux dont l'amplitude et la fréquence sont constantes sont des **signaux discrets**, alors que ceux dont l'intensité, la fréquence et la forme peuvent être modulées sont des **signaux continus**. Les signaux discrets ont plus de risques d'être mal interprétés dans la mesure où ils ne permettent pas à l'émetteur de moduler son signal en fonction du contexte. Le récepteur risque, par conséquent, de répondre toujours de la même manière ou à la même intensité et, souvent, il peut arriver que cette réponse ne soit pas optimale. Des environnements avec plusieurs congénères qui émettent simultanément des signaux, par exemple les appels d'anoures, de grillons et de crickets, ou la présence d'une végétation très dense, offrent des conditions propices aux erreurs, car les signaux, en particulier sonores, sont alors altérés, et le récepteur a donc là encore une forte probabilité de répondre de manière inappropriée. Il n'en demeure pas moins que même si, à cause des circonstances particulières, le récepteur ne semble pas profiter du signal, ce sont néanmoins des cas de communication vraie.

Il n'est pas avantageux pour l'émetteur que son signal se dégrade ou qu'il soit mal détecté par le récepteur. Dans ces conditions, on s'attend à ce que la sélection naturelle ait agi sur la forme du signal pour en maximiser l'effet sur le récepteur. Les caractéristiques du chant d'oiseau fournissent un bon exemple de cet effet de la sélection sur la forme du signal.

Adaptation du chant aux conditions de transmission

Le son qu'émet un oiseau chanteur peut être modifié par la réverbération lorsque les ondes sonores rebondissent sur des surfaces dures, comme les feuilles et les troncs des arbres. Il peut être dégradé aussi par le vent ou la rencontre de masses d'air de températures différentes. La réverbération est un problème important pour les oiseaux de forêt, alors que la dégradation par le vent et les masses d'air est plus problématique dans les milieux ouverts comme les champs. Il n'est pas étonnant dans ce contexte de constater que les caractéristiques des chants des oiseaux ont évolué pour réduire ces effets de dégradation. Le chant des espèces sylvestres, par exemple, se caractérise par des patterns moins rapides (des notes plus longues), dont la fréquence est plus pure et plus basse. Ces caractéristiques permettent de contrer l'effet de dégradation du signal, causé par la réverbération des feuilles et des arbres. Les chants d'oiseaux de milieux ouverts se caractérisent plutôt par des patterns temporels plus rapides (des trilles) et des sons qui balaient plusieurs fréquences (des chuintements). Ce sont là des caractéristiques qui permettent de réduire la dégradation causée par le vent et la turbulence des masses d'air.

c) Manipulation

Il arrive des situations où la réponse inappropriée du récepteur est le résultat, non pas de la dégradation du signal, mais d'une manipulation de la part de l'émetteur.

Effectivement, contrairement à la communication vraie, il peut arriver que le signal soit malhonnête, c'est-à-dire qu'il serve à faire adopter au récepteur un comportement qui ne profite qu'à l'émetteur (tableau 9.1). Cette forme de communication est répandue dès que les intérêts de l'émetteur et du ou des récepteurs divergent.

La manipulation

L'émission d'un signal qui modifie le comportement d'un ou plusieurs récepteurs à l'unique avantage de l'émetteur et au désavantage du ou des récepteurs.

Manipulation intra-spécifique

La manipulation intra-spécifique demeure un phénomène relativement peu répandu. Il existe néanmoins un nombre croissant d'exemples de manipulations sous forme de déception tactique rapportés chez les primates. Les Britanniques Byrne et Whiten [1], par exemple, ont construit une banque d'anecdotes, rapportées par des primatologues, de cas présumés de déception tactique chez leurs sujets. Par exemple, un babouin, qui allait être supplanté à une ressource par un individu plus dominant, se dresse sur ses pattes arrière et regarde au loin, feignant de détecter un prédateur, ce qui interrompt momentanément l'avance du dominant. Des anecdotes comme celle-là semblent assez répandues chez les primates et peuvent nécessiter une forme assez avancée de cognition.

Une cognition avancée n'est cependant peut-être pas nécessaire dans tous les cas. Par exemple, chez la mésange charbonnière (*Parus major*), on rapporte que dans le contexte de la compétition pour les ressources alimentaires, il arrive qu'un individu émette de faux cris d'alarme qui dispersent ses compétiteurs et lui permettent d'avoir un accès exclusif à la nourriture pendant un moment. La mésange qui émet la fausse alerte profite brièvement de l'absence de compétiteurs alors que ces derniers y perdent de la nourriture.

Manipulation interspécifique

Un cas classique de manipulation interspécifique est sans doute celui du pluvier qui, à la vue d'un prédateur, pendant la période de couvaison, feint d'être cloué au sol avec l'aile brisée. Cette feinte attire l'attention du prédateur qui, croyant avoir affaire à une proie facile, se laisse entraîner de plus en plus loin du nid du pluvier. Le pluvier manipule le comportement du prédateur avec son signal d'oiseau blessé et en tire avantage en l'éloignant de son nid. Le prédateur, bien entendu, n'en retire aucun avantage.

Pourquoi la manipulation n'est-elle pas plus répandue ?

La communication offre un moyen efficace et économique de modifier le comportement des autres. Par exemple, il est plus économique de faire quitter les autres en lançant un cri d'alarme que de les déplacer un à un par la force. Cette grande économie que procure la communication nous inciterait à croire que la manipulation devrait

être beaucoup plus répandue qu'elle ne l'est. Qu'est-ce qui empêche un compétiteur de déclarer qu'il est beaucoup plus fort qu'il ne l'est si cela peut lui donner un accès exclusif à une ressource convoitée ? Qu'est-ce qui empêche un mâle de mentir sur sa qualité génétique si cela peut lui procurer un grand nombre de femelles ? Ces cas de manipulations demeurent rares car l'efficacité de la communication est aussi d'une certaine manière son ennemi.

Ce qui empêche la mésange de lancer un faux cri d'alarme à tout moment pour profiter seule d'une source de nourriture est que son cri perdrat, en faisant cela, toute sa valeur en information. Il ne correspondrait plus à un signal utile au sujet du danger de prédation et la sélection favoriserait les récepteurs qui y résistent. De même, les mâles qui annonceraient faussement une qualité génétique créeraient, ce faisant, une pression sélective sur les récepteurs pour qu'ils ignorent ce signal. La manipulation érode donc le contenu informatif de la communication. La manipulation pourra persister si elle est utilisée avec parcimonie ou si le coût de s'en méfier est simplement trop élevé.

- *La manipulation tolérée tant qu'elle demeure rare*

Un exemple de ce type de manipulation interspécifique est le mimétisme Batesien que nous avons abordé dans le contexte du choix des proies au chapitre 6. Les espèces qui utilisent cette stratégie sont des espèces qui sont dépourvues de moyen de défense et qui tirent avantage de l'investissement en défense d'une autre espèce en imitant son apparence. Un des exemples classiques est le papillon vice-roi qui a la même apparence qu'une espèce toxique, le papillon monarque (figure 9.2).

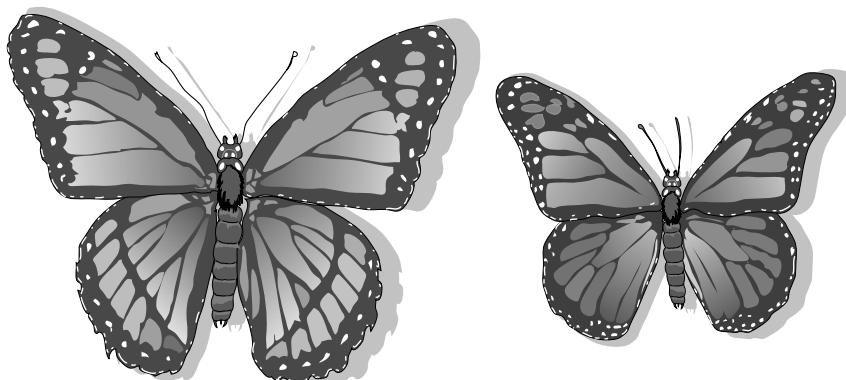


Figure 9.2 – Mimétisme batesien.

Un monarque toxique à gauche et son mème non toxique, le vice-roi.

La toxicité du monarque incite les prédateurs qui ont déjà fait la mauvaise expérience d'en manger un à ne pas la renouveler. En imitant les couleurs et le dessin des ailes du monarque, le vice-roi est donc également protégé. À mesure qu'ils augmentent dans la population, ces « tricheurs » rendent néanmoins le système de protection de moins en moins efficace, car l'apprentissage des prédateurs se fait alors beaucoup

moins bien. Dans ce cas, la manipulation persiste donc tant que les vice-rois ne sont pas trop communs. Plus il y a de vice-rois manipulateurs et plus il devient avantageux pour les oiseaux de ne pas éviter les papillons qui y ressemblent.

- *Le coût d'éviter la tromperie est trop élevé*

Un individu qui se laisse berner par un autre qui lance faussement l'alarme aura peut-être perdu quelques miettes de nourriture. Par contre, s'il résiste à l'alarme et reste sur place, il peut y laisser sa vie. Le coût de résister aux faux cris d'alarme est peut-être trop élevé pour qu'il soit profitable de le faire. Ainsi, si en moyenne le cri d'alarme est utile, il sera toujours important d'y répondre de manière appropriée, même si quelquefois cela veut dire qu'on s'est laissé berner. Un exemple de cette forme d'exploitation interspécifique est celui des lucioles femmes fatales.

Les lucioles femmes fatales

Plusieurs espèces de lucioles du genre *Photinus*, de petits coléoptères nocturnes, communiquent en émettant leurs propres signaux bioluminescents à partir d'un organe spécialisé situé dans les derniers segments de leur abdomen. Chaque espèce possède son propre code qui se distingue par sa couleur et le pattern d'éclairs. Le signal permet aux mâles de reconnaître les femelles de leur espèce. Les femelles se placent dans les herbes hautes pour émettre leurs signaux lumineux pendant que les mâles volent au-dessus. Le mâle qui détecte une femelle de son espèce pourra ainsi s'en approcher en émettant lui-même les signaux bioluminescents typiques de son espèce, ce qui permettra alors à la femelle de le reconnaître et donc d'accepter de copuler avec lui. Or dans ce système, il existe aussi des espèces qui imitent le code lumineux des *Photinus*, ce sont les femelles du genre *Photuris*. Elles sont capables d'imiter avec suffisamment de précision le signal d'une espèce de *Photinus*, pour attirer un mâle qu'elles dévoreront. Évidemment, le coût est élevé pour le mâle *Photinus*, mais le coût de ne pas répondre aux appels des femelles de son espèce équivaudrait à un suicide évolutif, une conséquence tout aussi grave. Dans ce cas, la manipulation des *Photuris* persiste car, en moyenne, le signal des femelles *Photinus* est fiable et le coût d'ignorer ces signaux pour éviter les cas de manipulation est tout simplement trop élevé.

Les signaux honnêtes

Il y a deux contextes de communication dans lesquels nous nous attendons à voir l'évolution de signaux honnêtes, c'est-à-dire des signes difficiles, voire impossibles à tromper. Au chapitre 7, par exemple nous avons appris que, dans des conflits agressifs au sujet de ressources convoitées impliquant des individus de force inégale, la SÉS était de faire usage de la stratégie évaluateur, une stratégie qui évalue la force de l'opposant afin de décider lequel est le plus fort et donc susceptible de gagner. Nous avons vu aussi au chapitre 8 que chez un grand nombre d'espèces, les femelles gagnent à pouvoir discerner la qualité génétique réelle des mâles avec qui elles choisissent de s'accoupler. Dans ce contexte, il n'est pas rare de trouver des mâles parés d'accouplements voyants ou émettant des signaux sonores complexes, comme le chant de la grive. Ces signaux, souvent exagérés, ont évolué dans la mesure où les femelles ont pu tirer avantage d'y porter attention, et ne pouvaient donc pas être contrefaits.

Signaux honnêtes et la stratégie évaluateur

Nous avons vu que la stratégie évaluateur sert à jauger l'asymétrie compétitive entre deux belligérants. Elle dicte l'usage de la tactique colombe par celui qui estime être le plus faible (§ 7.2b). L'avantage est que cet individu moins fort peut éviter une blessure qu'il subirait tôt ou tard s'il poursuivait l'altercation. Cependant, il n'est pas avantageux d'abandonner la partie si l'évaluation est fondée sur un signal douteux. La stratégie évaluateur n'est une SÉS que dans la mesure où l'évaluation de l'asymétrie est conforme à l'asymétrie réelle. Les signaux utilisés dans les combats doivent donc être des signaux honnêtes résistants à la contrefaçon.

L'appel du crapaud honnête

L'appel d'un crapaud présente un bon exemple d'un tel signal honnête fermé à toute possibilité de manipulation. L'émission du son comporte un coût énergétique important de sorte qu'un mâle de piètre qualité ne sera pas en mesure d'appeler avec autant d'intensité et de régularité qu'un mâle de meilleure qualité. Or, par des principes de physique incontournables, la fréquence de l'appel du mâle dépend du coffre que lui procure sa taille. Un gringalet n'a pas le coffre pour émettre la tonalité d'un mâle plus costaud. La tonalité est donc un signal honnête de sa taille et il n'est pas étonnant dans ce cas que deux mâles engagés dans une altercation fassent usage de cette tonalité pour décider du vainqueur car il est impossible de tricher avec ce signal.

Signaux honnêtes et le choix du partenaire sexuel

Imaginons, par exemple, que les signaux qu'arborent les mâles pendant les parades nuptiales servent à signaler leur qualité génétique (chapitre 8). Si ces signaux n'étaient pas ou peu corrélés à la qualité du mâle (un cas de signal malhonnête ou de manipulation), alors les femelles qui les auraient préférés n'auraient pas pu bénéficier d'un avantage pour leur descendance et l'usage de ce signal n'aurait pu se répandre chez elles. Pour que la sélection favorise les femelles qui acceptent de se laisser manipuler par ce signal, il est essentiel que ce signal soit honnête au sujet de la qualité du mâle et surtout que toute contrefaçon soit difficile. Nous avons vu au chapitre 8 que ces signaux sexuels imposent souvent de réels handicaps aux mâles, ce qui rend toute imposture difficile, voire carrément néfaste. Dans ces cas, les récepteurs résistent à la manipulation en ne se préoccupant que des signaux dont l'honnêteté est garantie par leurs coûts.

Les chanteurs cognitifs

Un exemple de signal honnête a été découvert récemment par Neeltje Boogert [2] et ses collègues de McGill et de l'UQAM. On sait que les femelles du diamant mandarin préfèrent les partenaires sexuels dont le chant est plus varié ou complexe. On sait aussi que ces oiseaux apprennent leur chant alors qu'ils sont au nid et qu'une fois acquis, ces chants sont cristallisés et ne peuvent être modifiés au cours de la vie adulte (§ 3.4). Nous savons que la complexité du chant cristallisé varie considérablement d'un mâle à l'autre mais nous ignorons en quoi ce signal pouvait indiquer une quelconque qualité du mâle, qui serait utile au choix de la femelle. Or Neeltje Boogert découvre que les mâles dont le chant est complexe apprennent plus rapidement

de nouvelles techniques pour trouver de la nourriture que les mâles qui ont des chants plus élémentaires. Il serait donc possible, dans ce cas, que la complexité du chant de l'oiseau soit en fait un signal honnête de ses capacités cognitives. Les femelles choisissant les mâles qui chantent des mélodies plus complexes choisissent, ce faisant, des mâles aux qualités cognitives supérieures. Reste à savoir si ces qualités profitent directement aux femelles, qui ont ainsi de meilleurs partenaires et des pères plus habiles à nourrir les jeunes en faisant face aux inévitables imprévus dans la recherche de nourriture, ou bien si elles en profitent indirectement grâce à ces pères qui transmettent à leurs jeunes des gènes pour des capacités cognitives supérieures.

9.2 INDISCRÉTION

Tout animal engagé en communication émet des signaux qui sont non seulement détectables par le récepteur ciblé mais aussi par tous les autres qui y portent attention. La communication peut donc être exploitée par des tiers, elle est ainsi sujette à l'**indiscrétion**. Comparativement à la communication, l'indiscrétion peut avoir soit un effet neutre ou être coûteuse pour l'émetteur.

Imaginons deux animaux engagés dans une interaction de communication et échangeant donc des signaux entre eux. Ces informations concernent, par exemple, leur rang de dominance, leur état de motivation ou leur capacité compétitive respective. Tous ces signaux, comme nous l'avons vu précédemment (§ 7.2), servent à informer le rival de sa force et de son pouvoir compétitif réel. Or un observateur de cette interaction agonistique peut aussi extraire cette information au sujet des deux belligérants et noter l'issue du combat. Ce phénomène d'indiscrétion a été mis en évidence chez le poisson combattant (*Betta splendens*) par Peter McGregor et ses collaborateurs. Un poisson focal pouvait ou non observer, selon le traitement dans lequel il était testé, deux compétiteurs qui étaient séparés l'un de l'autre par une cloison transparente, ce qui les contraignait à ne pouvoir interagir que par des signaux visuels. Après un certain temps, le poisson focal était à son tour placé soit en face du compétiteur qui avait été le plus dominant, soit au contraire en face de celui qui avait été le plus dominé. Les résultats de cette étude ont montré qu'un poisson focal, qui peut observer deux combattants interagir, met par la suite significativement plus de temps pour s'approcher de l'individu qui a été dominant et dont il se méfie par conséquent beaucoup plus que du poisson dominé. En revanche, si on l'empêche d'observer l'interaction, il se comportera de la même manière avec les deux combattants. Les signaux visuels échangés par les deux individus avaient donc été l'objet d'indiscrétion de la part du sujet qui en avait ensuite fait usage lorsqu'il a eu lui-même à interagir avec ces individus.

a) Indiscrétion intra-spécifique

L'indiscrétion offre un moyen pour les mâles d'évaluer la capacité compétitive de rivaux potentiels, mais les interactions agonistiques permettent aussi aux femelles d'évaluer la qualité de partenaires potentiels. Cela a été démontré encore une fois chez

le poisson combattant. Lorsque les femelles sont capables d'observer deux mâles en train de se battre, elles s'approchent ensuite du gagnant plus fréquemment et passent aussi significativement plus de temps à solliciter le mâle ayant gagné que celui ayant perdu. En revanche, lorsqu'elles n'ont pas pu observer l'interaction, leur comportement est identique vis-à-vis des deux mâles, ce qui signifie qu'elles utilisent des signaux échangés entre les mâles pour estimer leur qualité relative. Les signaux qu'elles utilisent, par contre, ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux utilisés par les mâles pour estimer la capacité compétitive de rivaux potentiels. On devrait donc s'attendre à ce que la présence d'une audience et le type d'audience affectent l'évolution des signaux.

L'effet d'audience

Pour tester cette hypothèse, une chercheuse française, Claire Doutrelant, alors à l'université de Copenhague, a mesuré la quantité de signaux ritualisés et de signaux agressifs émis par des mâles, lorsqu'ils se battaient sans audience ou en étant observés par une audience de mâles ou de femelles. Les signaux ritualisés, qui correspondent à des battements de queue ou l'ouverture des opercules, constituent des signaux plus voyants qui seraient plus facilement sujets à l'indiscrétion des femelles comparativement aux signaux agressifs, comme des morsures. Claire Doutrelant et ses collaborateurs ont montré que si la quantité de signaux agressifs échangés entre les mâles n'est pas affectée par une audience de mâles, l'audience de femelles induit bien une augmentation de la quantité de signaux ritualisés. Les combattants se laissent donc influencer dans leurs comportements par une audience de femelles.

b) Indiscrétion interspécifique

Si la sélection sexuelle favorise l'évolution de caractères sexuels secondaires extrêmement voyants en raison de leur coloration ou de leur envergure, la sélection naturelle tend au contraire à les rendre beaucoup plus discrets et par conséquent moins détectables, en particulier lorsque le risque de prédation est élevé. Ce compromis entre sélection sexuelle et sélection naturelle peut dans certains cas être résolu grâce au développement d'un nouveau mode de communication basé sur des signaux, qui, même s'ils sont plus coûteux à produire, sont moins sujets à l'indiscrétion des prédateurs. Ces signaux constituent alors un moyen de communication privé.

Exemple de communication privée

Le poisson d'eau douce *Xiphophorus nigrensis* doit échapper à de nombreux prédateurs, dont *Astyanax mexicanus*. Les mâles de *X. nigrensis* présentent de nombreux ornements qui reflètent dans l'ultra-violet (UV) des longueurs d'ondes qui échappent à plusieurs poissons prédateurs. Or, certaines espèces du genre *Xiphophorus* vivent dans des environnements sans poissons prédateurs et portent très peu ou pas du tout ces ornements visibles dans l'UV. Pour voir si ces ornements dans l'UV sont en fait une forme de communication privée que les mâles adressent aux femelles, Cummings *et al.* (2003) [3] ont effectué des expériences en laboratoire, faisant usage d'un aquarium divisé en plusieurs compartiments. Ils ont placé un mâle dans chacun de deux compartiments munis d'un filtre qui, selon le traitement,

laissait passer plus de 95 % des ondes UV (traitement UV+) ou au contraire les bloquaient (traitement UV-). Au cours de chaque test, ils notaient le temps passé par une femelle à proximité des compartiments des mâles pour estimer leur niveau d'attractivité en fonction de la présence ou non de lumière UV. Les résultats de cette étude (figure 9.3A) ont montré que les femelles passent beaucoup plus de temps

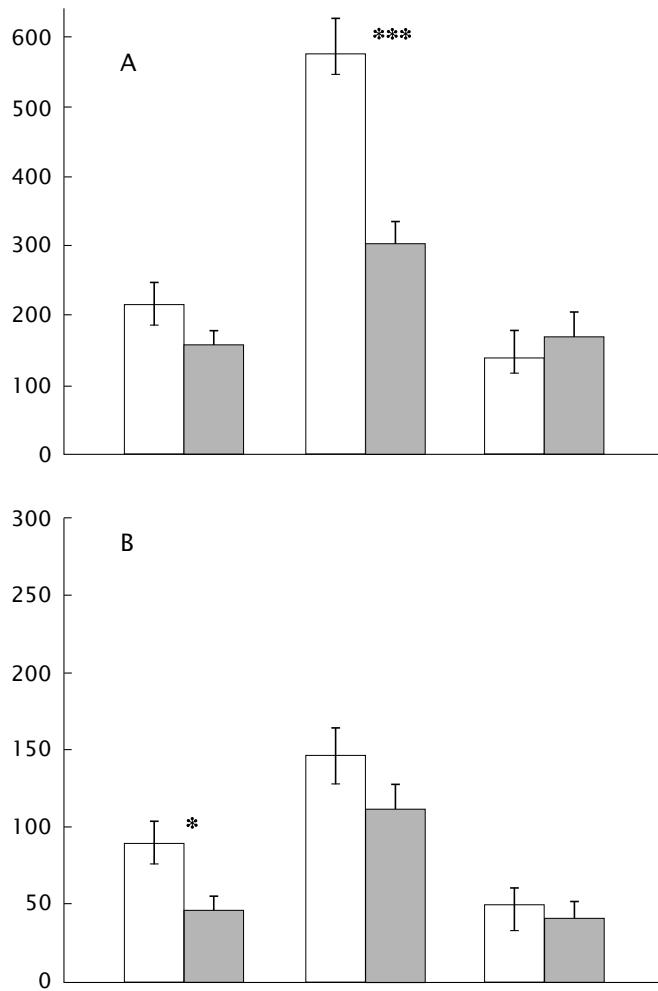


Figure 9.3 - L'effet de la présence et de l'absence de l'UV sur la préférence des femelles (A) et des prédateurs (B) pour des mâles *Xiphophorus*.

En ordonnée : temps d'association avec les mâles. En abscisse : contrôle 1, mâles, contrôle 2.

Le temps d'association en secondes de femelles avec des mâles placés dans des compartiments dont la cloison permet (histogramme blanc) ou ne permet pas (histogramme gris) le passage des rayons UV. Dans le contrôle 1 effectué avant les tests, les mâles ne sont pas présents dans les compartiments afin de mesurer l'effet des filtres sur les femelles, alors que les mâles sont retirés des compartiments après les tests pour le contrôle 2. D'après Cummings *et al.* (2003) [4].

à proximité des mâles dans le traitement UV+ que dans le traitement UV-, ce qui indique que les traits qui reflètent dans l'UV augmentent le niveau d'attractivité des mâles.

Le même test a été effectué en remplaçant les femelles cette fois par des prédateurs. Le principal prédateur de *X. nigrensis* est une espèce qui est beaucoup moins sensible aux UV. Contrairement aux résultats précédemment obtenus avec des femelles, la figure 9.3B ne montre aucun changement de comportement entre les deux traitements. Ainsi, les caractères qui reflètent dans l'UV constituent des signaux qui rendent les mâles plus attrayants pour les femelles mais n'affectent en rien leur attractivité pour les prédateurs. Les signaux UV sont donc bien un moyen de communication privé entre les mâles et les femelles.

9.3 INFORMATION SOCIALE

Dans l'indiscrétion, la sélection agit sur la capacité d'un tiers à retirer de l'information à partir de la communication entre un émetteur et un récepteur. La sélection agit en fait sur toute capacité d'un tiers à retirer de l'information à partir des comportements d'un autre animal. Dans le cas de l'information sociale, l'animal tire avantage de la production, tout à fait par inadvertance, d'indices qui découlent du comportement habituel d'un individu de la même espèce ou non.

a) Les indices sociaux

Lorsqu'un poisson est attaqué et consommé par un prédateur, ses blessures laissent échapper des substances qui fournissent des **indices sociaux** qu'un acte de prédation vient d'avoir eu lieu à cet endroit. Les autres poissons, qui détectent ultérieurement cette substance, en sont alors informés : il s'agit d'un endroit où la probabilité de présence d'un prédateur est accrue. Il est clair que les poissons réagissent fortement à la présence de ces **substances d'alarme** en s'enfuyant ou bien en se cachant dans la végétation comme si un réel prédateur avait été détecté. Cette substance n'est pas à proprement parlé un signal, car elle n'a vraisemblablement pas évolué pour informer ; il est difficilement concevable qu'un émetteur ne puisse jamais en profiter. L'évolution de cet usage d'information sociale, un peu comme ce fut le cas pour l'indiscrétion, repose plutôt sur la sensibilité des récepteurs à réagir de manière appropriée à la présence de cette substance d'alarme. Ce n'est pas de la communication, mais il y a bien eu un échange d'information, même si ce fut à partir d'un indice social émis par inadvertance.

b) Information sociale et information publique

Il est maintenant convenu de distinguer entre deux formes d'indices sociaux. Il existe des **indices sociaux discrets** du type présence/absence. Par exemple, un macaque qui observe un congénère en train de manger dans un arbre obtient un indice social discret que cet arbre contient des fruits comestibles. Une hirondelle qui en observe une autre engagée dans des vols alimentaires au-dessus d'un étang obtient également

un indice social discret que cet endroit contient de la nourriture. Il existe aussi des **indices sociaux continus**, qui fournissent une information quantitative. Par exemple, le taux de récolte d'un individu dans une parcelle de nourriture fournit un indice social continu à propos de la qualité de cette parcelle et non seulement sa position spatiale. On dit de l'information obtenue à partir d'indices sociaux discrets qu'il s'agit d'**information sociale** alors que l'information obtenue à partir d'indices sociaux continus est de l'**information publique**.



Il existe dans les publications scientifiques sur le sujet une certaine confusion entre l'indice et l'information qu'il procure. Ainsi, certains articles parlent des indices sociaux continus comme étant de l'**information publique** et des indices sociaux discrets comme étant simplement de l'**information sociale** par inadvertance. L'information, il est utile de le rappeler, n'est pas tant l'indice que la réduction de l'incertitude qu'il procure.

9.4 ORIGINE DES SIGNAUX

Les signaux peuvent prendre plusieurs formes : il peut s'agir de sons, de patterns de couleurs, d'odeurs ou de postures. Les premiers éthologues se sont intéressés surtout aux postures qui servent dans les parades agressives ou nuptiales. Ces postures sont particulièrement stéréotypées, c'est-à-dire que leur expression est toujours la même. Les éthologues ont proposé le mécanisme évolutif de la ritualisation pour en expliquer l'évolution. Plus récemment, ils se sont intéressés à l'évolution des signaux visuels et sonores comme les couleurs des mâles ou les particularités sonores de leurs appels. Ils ont proposé l'hypothèse de l'exploitation sensorielle pour en expliquer l'évolution. Dans le cas de la ritualisation, on suppose que les précurseurs aux signaux contenaient déjà une certaine information tandis que dans le cas de l'exploitation sensorielle, les émetteurs auraient évolué pour exploiter un biais sensoriel préexistant chez les individus récepteurs.

a) La ritualisation

Selon ce processus d'évolution, les signaux bénéficient à la fois à l'émetteur et au récepteur. Ils auraient donc évolué vers des formes exagérées ou fixes à partir de comportements ou d'activités qui constituaient déjà une source d'information potentielle pour les autres animaux. Les signaux se seraient modifiés au cours du temps sous l'effet de la sélection naturelle pour permettre un transfert d'information de plus en plus efficace. Les comportements qui évoluent par ritualisation perdent au cours du temps leur flexibilité et leur fonction de départ pour devenir stéréotypés. Les comportements qui peuvent évoluer par ritualisation sont de quatre types : les mouvements d'intention, les réponses autonomes, les postures de compromis et les activités de substitution.

La ritualisation

Un processus par lequel une posture qui, à l'origine, fournissait une information a évolué vers une forme stéréotypée qui est utilisée en communication dans des contextes souvent différents de son origine.

Mouvements d'intention

Plusieurs comportements sont précédés par une attitude ou une posture particulière, qui permet à l'animal de se préparer avant d'effectuer une action donnée. À l'origine, ces mouvements préparatoires faisaient partie d'une séquence comportementale complexe et ils étaient nécessairement suivis par l'action qu'ils préparaient. De nombreux oiseaux, par exemple, avant de prendre leur envol, s'accroupissent, relèvent leur queue, puis effectuent des mouvements de l'avant vers l'arrière avec leur tête. Le début de cette séquence, qui consiste pour l'oiseau à s'accroupir, peut dans certains cas être répété un grand nombre de fois et être suivi ou non par l'envol. Ce pattern comportemental est un mouvement d'intention et devient donc disponible au processus de ritualisation qui peut l'incorporer comme une posture signal.

Les réponses autonomes

Générées par le système nerveux, elles peuvent aussi évoluer vers des signaux par ritualisation si elles produisent des changements visibles. Par exemple, dans une situation de peur ou de stress, plusieurs manifestations générées par le système nerveux sont généralement observables. Le fait d'ébouriffer les plumes ou la fourrure constitue également une réponse autonome, fréquente chez les oiseaux et les mammifères. Ce changement au niveau du plumage ou de la fourrure est important pour la régulation de la température corporelle mais il est souvent utilisé dans d'autres contextes, notamment pour les parades sexuelles ou agressives.

Les postures de compromis

Les postures adoptées lorsque l'animal est dans une situation de conflit de motivations peuvent également se ritualiser (figure 9.4). Ces conflits surviennent lorsque deux tendances incompatibles se manifestent simultanément ; ils aboutissent à une posture de compromis, mélangeant des attitudes puisées dans chacun des systèmes en conflit. Si les pulsions derrière chaque système motivationnel sont d'intensités différentes, l'animal peut prendre une posture qui emprunte plus à l'une des deux tendances (figure 9.4). Si les deux tendances opposées sont d'égale intensité, il arrive que l'animal alterne entre des postures qui sont caractéristiques de chacune des deux tendances. Cette seconde alternative permet d'expliquer notamment la parade des épinoches mâles, qui consiste en une danse en zig-zag. Cette danse particulière reflète en effet le conflit de motivation des mâles qui, lorsqu'une femelle pénètre sur leur territoire, sont simultanément motivés pour l'attaquer ou la diriger vers leur nid. Ils alternent donc des mouvements en direction de la femelle et du nid.

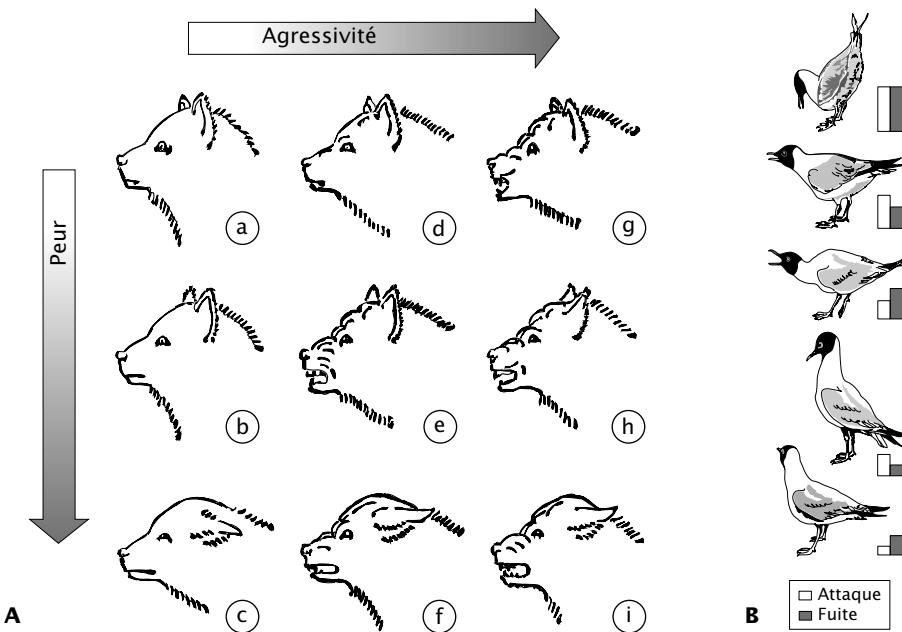


Figure 9.4 – Deux exemples de postures de compromis qui ont pu être à l'origine d'un signal par le processus de ritualisation.

En A : l'expression faciale du chien dans un conflit entre l'agressivité et la peur. Dans la rangée du haut, les trois expressions dénotent l'absence de peur mais une colère croissante. Ces trois chiens sont susceptibles de mordre. La rangée du bas dénote l'expression faciale de la peur, à gauche, et un intense conflit entre la peur et l'agressivité, à droite. En B : les postures de la mouette rieuse en fonction de l'intensité du conflit entre l'agressivité et la peur sont indiquées sous forme d'un histogramme. Adaptés de Lorenz (1969) [5] et McFarland (1993) [6], respectivement.

Les activités de substitution

Enfin, lorsque l'opposition des deux tendances est forte, il arrive que l'animal effectue une activité de substitution. Il adopte alors un comportement qui appartient à un autre registre comportemental et qui semble n'avoir aucune utilité dans le présent contexte (figure 9.5). La proximité d'un congénère du même sexe peut par exemple générer deux tendances inverses chez les mâles territoriaux, la tendance à fuir et l'envie d'attaquer. Si ces deux tendances sont très intenses, il arrive que l'animal effectue une activité de substitution. Par exemple, deux goélands impliqués dans une altercation à la frontière de leurs territoires pourront se mettre à arracher de l'herbe, un comportement de nidification, au lieu de se mordre (figure 9.5). Quelquefois, lorsque le conflit est très intense, l'activité de substitution est carrément une posture de sommeil (figure 9.5). Ces postures de substitution sont sujettes ensuite au phénomène de ritualisation.

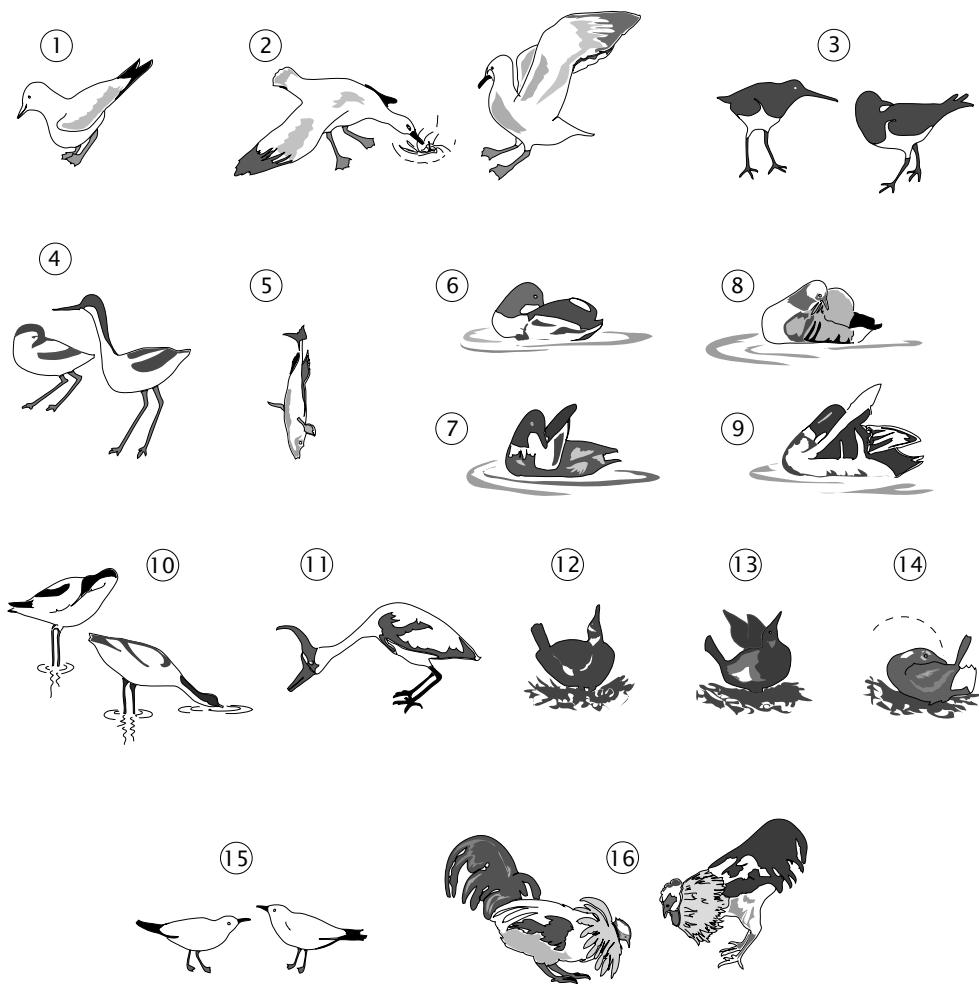


Figure 9.5 – Quelques exemples de signaux issus d'activités de substitution causées par des conflits motivationnels.

1. Activité de substitution de nidification au cours d'une altercation entre goélands argentés. 2. Tirer l'herbe (nidification) : comportement de substitution au cours d'une interaction aggressive entre goélands argentés. 3. Sommeil de substitution pendant un combat chez l'huîtrier et 4 l'avocette. 5. Creusage de substitution (nidification) chez l'épinoche engagée dans une dispute territoriale. 6. Toilettage de substitution pendant la parade nuptiale chez le harle, 7 la sarcelle, 8 le canard mandarin, 9 le colvert et 10 l'avocette. 11. Cacher la nourriture : activité de substitution chez le héron bleu d'Europe pendant une confrontation aggressive. 12, 13 et 14. Comportements sexuels de substitution du cormoran européen engagé dans un combat. 15. Quérmande de nourriture pendant la parade nuptiale de goélands argentés. 16. Picorement de substitution (alimentation) pendant un combat entre coqs domestiques. Adapté de Tinbergen (1951) [7].

b) L'exploitation sensorielle

Cette hypothèse repose sur la supposition que la construction de systèmes sensoriels mène très souvent à des biais inévitables de ces systèmes. Par exemple, l'évolution de récepteurs visuels sensibles aux caroténoïdes de la nourriture, crée en même temps une sensibilité généralisée à ces couleurs, sensibilité qui peut ensuite être exploitée par les émetteurs de signaux.

*Démonstration de l'exploitation d'un biais sensoriel chez les femelles *Xiphophorus**

Des biais sensoriels ont été démontrés chez quelques espèces de porte-glaive du genre *Xiphophorus*. Comme nous avons pu le voir au chapitre 2, les femelles de ces poissons ont une préférence pour les mâles dont la base de la nageoire caudale s'allonge pour former un glaive. La chercheuse Alexandra Basolo a démontré expérimentalement que les femelles de *X. helleri* préfèrent les mâles dotés du glaive le plus long. Or il existe des poissons appartenant au même genre *Xiphophorus* mais dont les mâles n'exhibent pas le glaive ornemental à la nageoire caudale. Si on allonge expérimentalement les nageoires caudales de certains mâles de cette espèce qui en sont naturellement dépourvus, leurs femelles les préféreront aux mâles normaux. Cette préférence interspécifique pour l'ornement indique que les femelles d'espèces dépourvues de glaive possèdent néanmoins un biais sensoriel qui se manifeste avant même que les mâles de cette espèce n'aient pu en tirer avantage. Les glaives auraient donc évolué en tant que signal qui exploite le biais sensoriel des femelles. Les espèces où les mâles n'ont toujours pas de glaive n'ont pas encore eu les mutations nécessaires pour permettre aux mâles d'en tirer avantage, à moins que les glaives soient soumis à une pression sélective contraire comme la prédation.

9.5 MODES ET FONCTIONS DE LA COMMUNICATION

Comme nous venons d'en avoir un aperçu à partir des exemples précédents, la communication peut avoir de nombreuses fonctions et le mode de communication utilisé peut varier selon les espèces et le contexte, les animaux pouvant envoyer des signaux visuels, olfactifs, auditifs, tactiles ou encore électriques correspondant à leurs *umwelt* (chapitre 2). Quel que soit le mode de communication utilisé, produire un signal demeure coûteux. Néanmoins, à la fois le coût et le bénéfice qu'en retire l'émetteur varient en fonction du type d'information envoyée ainsi que de l'environnement dans lequel l'animal vit.

a) Signaux olfactifs

La communication olfactive, qui correspond au mode de communication le plus ancien d'un point évolutif, est utilisée par tous les groupes taxinomiques, à l'exception de la plupart des oiseaux dont l'odorat est généralement faible. Les signaux olfactifs ou

phéromones jouent un rôle important au niveau de la reconnaissance, permettant aux individus, chez de nombreuses espèces d'insectes et de mammifères, de reconnaître les individus qui leur sont apparentés ou familiers (chapitre 10).

Une **phéromone** est une substance chimique volatile généralement spécifique à une espèce qui est secrétée par une glande exocrine et donc émise dans l'environnement externe. Cette substance, une fois détectée par un récepteur déclenche des réactions spécifiques. Lorsque ces substances ont des effets sur des individus d'une autre espèce, on dit qu'il s'agit d'**allomones**.

Les phéromones sont également importantes pour la reproduction. Par exemple, dans le cas du papillon *Bombyx mori*, les phéromones (bombykol) émises par les femelles permettent aux mâles de localiser des partenaires à de grandes distances. Ces phéromones peuvent également renseigner sur le sexe ou l'état d'activité sexuelle d'un animal. Enfin, elles sont importantes pour maintenir la cohésion au sein des groupes et avertir d'un danger. Un des avantages associés à ce mode de communication et qui permet d'expliquer pourquoi il est tellement répandu est que l'émission de ces signaux est relativement peu coûteuse. En outre, ils peuvent être utilisés quelles que soient les conditions, étant capables de parcourir de grandes distances et de contourner les obstacles, et quels que soient le moment de la journée ou la luminosité ambiante. En revanche, ces molécules étant diffusées dans l'air ou dans l'eau, le signal ne peut pas être modifié par l'animal tant que leur effet ne s'est pas estompé. De plus, comme les molécules sont diffusées dans toutes les directions simultanément, la localisation de l'émetteur est relativement difficile.

b) Signaux sonores

Les signaux sonores ont également une grande portée et peuvent être utilisés aussi bien de jour que de nuit, mais ils sont généralement beaucoup plus coûteux à produire que des signaux olfactifs. De plus, comparativement aux signaux chimiques, ils permettent un transfert d'information plus rapide, principalement dans l'eau où les ondes sonores ont une vitesse de propagation qui est cinq fois plus élevée que dans l'air. Ils peuvent de surcroît être modifiés très rapidement. Ces signaux sonores sont utilisés à l'intérieur de tous les groupes taxinomiques et dans de très nombreux contextes. Par exemple, ils sont fréquemment utilisés par les femelles pour localiser des partenaires reproducteurs et en estimer la qualité.

Du fait que les chants de plusieurs oiseaux sont transmis d'une génération à l'autre par apprentissage (chapitre 3), ils présentent souvent une grande variabilité, aussi bien entre différentes populations, qui peuvent développer leurs propres dialectes locaux, qu'entre individus d'une même population. Ils sont donc également utilisés pour la reconnaissance individuelle ou la discrimination des voisins.

L'utilisation de signaux sonores permet aussi de coordonner les activités entre les membres d'un groupe ou d'un couple, et d'échanger de l'information concernant la présence de nourriture dans le cas des cris de recrutement ou l'approche d'un prédateur dans le cas des cris d'avertissement. Les cris de sollicitation, enfin, sont utilisés par

les oisillons pour appeler leurs parents et réclamer de la nourriture. En plus du coût énergétique qui est élevé, la production d'un son augmente considérablement le risque de mortalité des individus, car les sons peuvent être très facilement victimes d'indiscrétion, notamment par des prédateurs.

c) Signaux visuels

Ces signaux sont très importants, surtout chez les oiseaux et les poissons de récifs. Ils sont utiles dans le contexte de la reproduction et du choix de partenaire. Chez de nombreuses espèces, les mâles non seulement effectuent des parades spectaculaires mais ils arborent également des couleurs très vives pour attirer et séduire des femelles. Ces couleurs sont dues essentiellement à deux phénomènes, qui correspondent respectivement à l'interférence entre les longueurs d'ondes réfléchies par des surfaces (iridescence) ou à la présence de pigments. Les pigments sont soit synthétisés par l'animal, soit obtenus en consommant des nourritures riches en pigments. Les pigments mélaniques, responsables des couleurs allant du brun clair au noir, sont synthétisés par l'animal. Par contre, les caroténoïdes qui confèrent les couleurs allant du brun-orangé au rouge ne peuvent être synthétisés et sont donc obtenus dans l'alimentation (chapitre 8).

Deux contraintes majeures liées à la perception des signaux visuels limitent leur utilisation. Tout d'abord, étant donné que la perception d'un signal visuel n'est possible qu'à l'intérieur d'un habitat relativement lumineux, ils ne peuvent être utiles qu'aux espèces diurnes, à moins que les individus ne puissent émettre eux-mêmes la lumière, comme c'est le cas pour certains vers, poissons ou insectes. De plus, ces signaux visuels étant incapables de contourner les obstacles, il est nécessaire qu'un contact direct entre l'émetteur et le récepteur soit continuellement maintenu. Ils sont donc inefficaces lorsque la végétation est dense, le milieu aqueux brouillé, ou lorsque les animaux sont très éloignés les uns des autres. Par contre, lorsque les animaux sont proches, ils permettent de localiser très précisément l'émetteur. Pour en modifier rapidement l'apparence et permettre aux individus de ne pas être trop facilement détectables par des prédateurs, plusieurs espèces n'exhibent leurs caractères les plus voyants que lorsqu'ils ont besoin d'envoyer une information à un partenaire potentiel ou à un compétiteur, mais les camouflent le reste du temps. De nombreux papillons, par exemple, possèdent des ailes antérieures très colorées, mais qui sont totalement recouvertes au repos par les ailes postérieures dont la coloration beaucoup plus terne leur permet de passer inaperçus sur les troncs d'arbre. Certains poissons, céphalopodes et reptiles ont la possibilité de modifier leur apparence en quelques secondes grâce à des cellules pigmentaires particulières, les chromatophores, dont la contraction et la dilatation produisent des modifications très brusques de la couleur des téguments, comme c'est le cas chez le caméléon (figure 9.6).



Figure 9.6 – Photographies d'un caméléon qui, grâce à la présence de chromatophores, a la capacité de modifier son apparence presqu'instantanément.

© Eric Isselée – Fotolia.com.

c) Signaux tactiles et électriques

Bien que moins fréquente, la communication tactile est utilisée chez de nombreuses espèces d'invertébrés. Les insectes sociaux, en particulier les abeilles, les fourmis et les guêpes réalisent souvent des contacts antennaires avec leurs congénères, soit pour échanger des informations concernant une source de nourriture, soit pour reconnaître leurs apparentés (chapitre 10).

Certaines espèces de poissons enfin sont capables de produire des courants électriques. Ces signaux servent essentiellement à l'orientation, mais ils peuvent aussi servir à transmettre des informations concernant le sexe ou la taille des individus et sont donc importants dans le contexte du choix d'un partenaire.

Pour en savoir plus

THÉRY M. et DANCHIN É., « Communication et évolution des signaux », pp. 441-473, chapitre 14 dans (Danchin É., Giraldeau L.-A. et Cézilly F. éd.), *Écologie comportementale*, Dunod, Paris, 2005.

DANCHIN E., GIRALDEAU L.-A., VALONE T.J. et WAGNER R.H., « Public information : from nosy neighbors to cultural evolution », 2004, *Science*, 305 : 487-491.

Points clefs

- La communication implique une transmission « intentionnelle » d'information entre l'émetteur d'un signal et le récepteur qui y réagit. Le signal peut être une posture, un son, un pattern de couleur ou un attribut morphologique qui a évolué à dessein pour induire une réaction chez le récepteur qui profite à l'émetteur. Une information peut être transmise par inadvertance, il ne s'agit pas alors de communication et l'information est extraite d'un indice et non d'un signal. Dans ce cas, la transmission de l'information peut être coûteuse à celui qui en est la source.
- La communication est vraie lorsqu'elle bénéficie tant à l'émetteur qu'au récepteur. Il s'agit de manipulation lorsque le signal n'est bénéfique qu'à l'émetteur. La manipulation demeure rare et n'est tolérée que si les tricheurs demeurent rares ou si le coût d'éviter d'être berné est trop élevé.
- On s'attend à l'usage de signaux honnêtes dans les cas d'évaluation de la force réciproque de belligérants ou par les femelles à la recherche de mâles de qualité. Les signaux demeurent véridiques parce qu'ils ne peuvent être contrefaits, souvent à cause de leurs coûts prohibitifs.
- Il y a indiscretion lorsque le signal dirigé est intercepté par un tiers à qui il n'était pas adressé. À cause de l'indiscretion, les signaux sont influencés par l'audience. Il arrive que certaines formes de communication fassent usage de canaux privés pour éviter l'indiscretion de tiers comme les prédateurs.
- On peut obtenir de l'information à partir des indices produits par le comportement habituel de compagnons. On qualifie de sociaux les indices obtenus à partir des activités des autres. Ces indices sociaux peuvent être discrets, et générer de l'information sociale, ou continus, auquel cas ils génèrent de l'information publique.
- Les postures peuvent avoir évolué selon un processus de ritualisation à partir de postures d'intention, de réactions autonomes, de postures de compromis ou d'activités de substitution. Les signaux visuels ou sonores peuvent aussi avoir évolué à partir de l'exploitation de biais sensoriels inévitables.
- Les modes de communication possibles dépendent de l'*umwelt* de l'animal : olfactifs, sonores, visuels, tactiles ou électriques. Les signaux olfactifs sont économiques mais ne peuvent pas être modifiés rapidement. Les signaux sonores sont coûteux à produire mais peuvent être modifiés très rapidement. Les signaux visuels peuvent être moins coûteux à produire mais nécessitent l'absence d'obstacles, la présence de lumière et une distance réduite entre l'émetteur et le récepteur. Les signaux tactiles sont très économiques mais nécessitent une grande proximité entre les individus.

Questions de révision

9.1 Expliquez comment vous classeriez les réclames publicitaires dans le cadre de la communication et de la transmission d'information.

9.2 Qu'est-ce qui distingue les signaux issus de la ritualisation de ceux qui proviennent de l'exploitation sensorielle ?

9.3 Un vautour détecte à une grande distance que certains de ses congénères atterrissent à un endroit apparemment pour exploiter une carcasse qu'ils viennent de découvrir. Expliquez s'il s'agit de la détection d'un signal ou d'un indice et si l'information obtenue dans ce cas est une information sociale ou publique.

9.4 Les petits oisillons crient dès qu'un parent approche du nid et les parents nourrissent ceux qui piaillent le plus fort. Le son des jeunes peut attirer des prédateurs et causer leur perte. Certains auteurs croient que les jeunes sont engagés dans une forme de manipulation de leurs parents criant plus fort indépendamment de leur faim afin de monopoliser la plus grande part de ce qu'ils rapportent au nid. D'autres arguent qu'il s'agit de signaux honnêtes. Croyez-vous qu'il s'agit de manipulation ou de communication vraie ?

Réponses

9.1 Il existe sans doute toute une panoplie de réclames publicitaires passant de la communication vraie jusqu'à la manipulation. Les instances de communications vraies devraient pouvoir se reconnaître à leur ton plutôt sobre puisque la transmission d'information profite tant au récepteur qu'à l'émetteur. Dans les cas de manipulation, on peut imaginer que les récepteurs résistent à la manipulation, ce qui engage une coévolution entre l'émetteur, qui tente de devenir plus convaincant, et le récepteur, qui tend à devenir plus résistant. Ces formes seront sans doute plus tonitruantes ou répétitives que les cas de réclames de type communication vraie.

9.2 La ritualisation a comme point de départ un comportement précurseur de gestes à venir et qui a donc un contenu informatif. Ces comportements peuvent être des mouvements d'intention, des postures qui sont un compromis entre deux tendances opposées, des activités de substitution ou des réactions autonomes. Les signaux issus de la manipulation sensorielle n'ont pas de valeur intrinsèque autre que le fait qu'ils correspondent à un biais sensoriel pour les caractéristiques de ce signal chez le récepteur.

9.3 Il n'y a pas lieu de croire que les vautours qui atterrissent le font dans le but de transmettre une information aux autres mais plutôt pour pouvoir manger. Il s'agit donc dans ce cas de la détection d'un indice. Il s'agit d'un indice social puisqu'il émane du comportement d'un autre individu. À cette distance, il est peu probable que l'indice soit autre que discret. Le vautour voit des congénères aller à un endroit,

ce qui indique que cet endroit contient probablement à manger. Cependant, il n'est pas clair que l'indice puisse dire quelque chose à propos de la quantité ou de la qualité de cette nourriture. Dans ce cas, il s'agit d'un indice social discret qui produit une information sociale.

9.4 Nous ne croyons pas qu'il puisse vraiment s'agir de manipulation car, dans ce cas, la sélection naturelle aurait favorisé les parents qui ne tiennent pas compte de la force des cris lorsqu'ils distribuent la nourriture aux oisillons. Ils utiliseraient un autre indice ou distribueraient la nourriture au hasard. Sachant que les cris sont probablement extrêmement coûteux à produire pour de petits oisillons, il est probable que seuls les oisillons ayant le plus faim crient le plus fort. Cela serait d'autant plus vrai que si leurs cris attirent aussi les prédateurs, il serait dangereux de crier inutilement fort. Pour ces raisons, nous sommes d'avis qu'il s'agit probablement de communication vraie.

COOPÉRATION

10

PLAN

- 10.1 Une approche évolutive à la coopération
- 10.2 Le mutualisme inconditionnel
- 10.3 Le népotisme altruiste
- 10.4 Le mutualisme conditionnel
- 10.5 L'altruisme réciproque
- 10.6 La coercition

OBJECTIFS

- Apprendre à reconnaître les différentes formes que peut prendre la coopération.
- Comprendre les différents problèmes associés à l'évolution de la coopération.
- Savoir que la règle de Hamilton prédit les cas de népotisme altruiste.
- Découvrir comment l'haplo-diploïdie peut avoir contribué à l'évolution de castes stériles chez les insectes hyménoptères.
- Apprendre que la stratégie donnant-donnant peut s'avérer stable dans un jeu répété du dilemme du prisonnier.
- Découvrir que plusieurs cas de coopération semblent être de la réciprocité ou de la coercition.

Le fait de vivre ensemble crée habituellement une accentuation de la compétition pour les ressources. En effet, la proximité spatiale d'individus qui ont les mêmes besoins fait en sorte que les confrontations pour les ressources augmentent en fréquence, comparé aux animaux solitaires. Nous avons vu au chapitre 7 comment ces conflits et ces tensions viennent à se régler souvent par des parades ritualisées et l'adoption de hiérarchies de dominance qui structurent les groupes. Bien que les sociétés créent ces problèmes de compétition, elles doivent bien aussi procurer des avantages, sinon comment les individus qui adoptent la vie en groupe ont-ils pu se répandre ? Dans le présent chapitre, nous abordons donc d'un point de vue évolutif les avantages de la vie grégaire par le biais de comportements sociaux qui procurent des avantages aux individus vivant en société.

10.1 UNE APPROCHE ÉVOLUTIVE À LA COOPÉRATION

Les sociétés animales sont souvent composées d'individus dont les comportements sont décrits comme étant coopératifs. Mais le mot **coopération** recoupe tant de sens, que ce soit dans son usage de tous les jours ou son usage plus technique dans les publications scientifiques, qu'il suscite quelquefois des malentendus menant à des controverses. Il est donc important, dès le départ, de se mettre d'accord sur le sens précis que nous voulons lui donner dans cet ouvrage. Toutes les définitions qui circulent s'accordent généralement pour admettre que la coopération suppose qu'une action concertée de deux individus ou plus leur est plus avantageuse qu'une action séparée. Nous en ferons donc le fondement de notre définition générale.

Coopération

Lorsque les actions concertées de deux ou plusieurs individus leur permettent de faire mieux ensemble que séparément.

Étonnamment, cette définition pourtant assez simple recoupe un très grand nombre de cas de figures dont les détails posent des problèmes différents à une analyse évolutive ou stratégique. Essentiellement, lorsqu'un individu choisit de coopérer le problème tient de la réponse de son partenaire : doit-il faire quelque chose de précis pour que la coopération émerge et, le cas échéant, la coopération est-elle l'option qui lui sera la plus avantageuse ? Nous diviserons donc les cas de coopération en deux grandes catégories : ceux qui n'exigent aucune réponse particulière du partenaire, nous l'appellerons la **coopération inconditionnelle** (à la réponse du partenaire), et ceux qui, à l'inverse, dépendent d'une réponse précise du partenaire, nous l'appellerons la **coopération conditionnelle** (à la réponse du partenaire) (voir figure 10.1).

a) La coopération inconditionnelle

La coopération inconditionnelle peut être de deux types. Le premier correspond tout simplement au **mutualisme**, une situation où aucune autre option n'est plus profitable à chacun des individus que d'agir ensemble. C'est le cas, par exemple, lorsque deux individus diluent leur risque de prédation en demeurant l'un près de l'autre. Ce mutualisme émerge comme la conséquence de décisions qui sont profitables à chacun des individus sans une réponse précise du partenaire. Ces relations mutualistes sont passablement répandues et caractérisent une bonne part des avantages à vivre en groupe comme nous le verrons plus loin.

L'autre forme de coopération inconditionnelle est l'**altruisme**, un comportement qui est coûteux à celui qui l'effectue mais qui profite à celui qui en est la cible. Dans ce cas, le comportement est altruiste, quelle que soit la réponse du bénéficiaire.

Altruisme

Un acte coûteux pour celui qui l'émet et profitable à celui qui en est la cible.

L'altruisme pose un problème de taille à l'approche évolutive. En effet, comment un comportement coûteux pour celui qui l'effectue, et donc dommageable à son aptitude, peut-il se répandre tout en faisant croître l'aptitude d'un autre individu ? Force nous est d'admettre que cette forme d'altruisme ne peut évoluer par sélection naturelle. Cependant, ce qui peut évoluer par **sélection de parentèle** (chapitre 5) est une forme d'altruisme dirigé uniquement vers des apparentés, ce que nous appellerons le **népotisme altruiste** (figure 10.1). Dans ce cas, c'est l'accroissement de l'aptitude d'apparentés avec qui on partage une part de ses gènes qui permet à cette forme d'altruisme d'évoluer. Par exemple, lorsque les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) piquent un animal qui cherche à s'introduire dans sa ruche pour en voler le miel, la cire ou les larves, elles en meurent. Ce comportement suicidaire s'est propagé car, dans l'ensemble, il permet de sauver les sœurs reproductives de la colonie et donc, par le fait même, les gènes suicidaires portés par elles qui seront transmis à la génération suivante. L'autre façon d'y arriver est de supposer que le bénéficiaire de l'altruisme rendra éventuellement la pareille à son bienfaiteur, une forme de réciprocité. Mais puisque cela requiert une réponse précise de l'autre, il ne s'agit plus de coopération inconditionnelle et nous en reparlerons à la section suivante.

b) La coopération conditionnelle

La coopération conditionnelle est plus exigeante car elle demande une réponse précise de la part du ou des partenaires. La réponse dépend alors de l'intérêt du partenaire. Dans les cas où une réponse coopérative est l'option la plus payante, le problème est simple. Nous parlerons dans ce cas de **mutualisme conditionnel** (figure 10.1). Conditionnel car, même s'il s'agit de la meilleure option, il faut néanmoins que le partenaire adopte le comportement approprié pour que ça marche. De plus, il faut que ces comportements s'expriment simultanément. Prenons l'exemple de deux lionnes (*Panthera leo*) qui chassent une proie. Individuellement, elles ont moins de chances de capturer des proies séparées que si elles se concentrent sur la même proie. Si une lionne chasse seule, les deux ont un avantage à ce qu'une deuxième s'ajoute à sa poursuite : un mutualisme conditionnel (les deux en profitent mais il faut que la deuxième participe).

Il arrive parfois que la coopération puisse émerger même si la réponse du partenaire social est décalée dans le temps. Elle prend alors la forme d'**altruisme réciproque**, ou **réciprocité** (figure 10.1). Par exemple, les babouins (*Papio anubis*) mâles forment des hiérarchies de dominance au sein des troupes et les mâles les plus dominants ont un accès exclusif aux ressources dont les femelles en *oestrus*. Il arrive que des mâles plus bas dans la hiérarchie sociale forment des coalitions entre eux pour déloger un mâle plus dominant d'une femelle. Si la coalition arrive à déloger le mâle dominant, c'est celui qui a initié la coalition en sollicitant l'aide de l'autre qui obtient l'accès à la femelle. Packer [1], qui a observé ces coalitions sur le terrain, a noté dans son étude que treize dyades de mâles ont fait preuve de réciprocité dans la formation de coalitions. Ceux qui ont le plus souvent demandé de l'aide sont aussi ceux qui en ont le plus souvent donné. Les mâles semblent solliciter de l'aide surtout de la part de

ceux à qui ils en ont fourni et il existe une corrélation positive entre la fréquence avec laquelle ils aident et l'accès qu'ils obtiennent aux femelles. Ces résultats indiquent que les mâles coopèrent entre eux par altruisme réciproque.

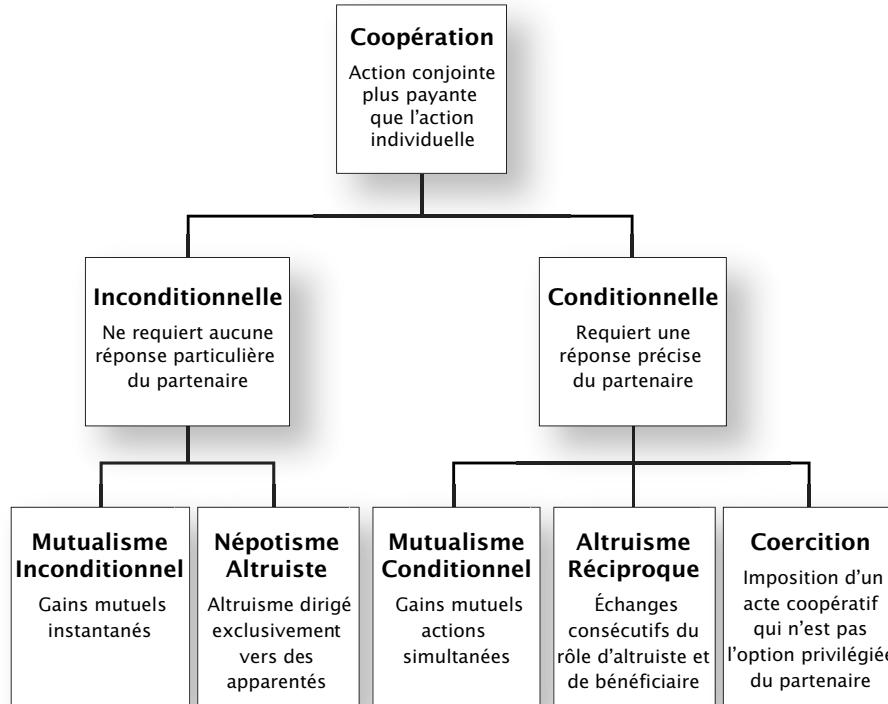


Figure 10.1 – Classification des différentes formes de coopération.

Ayant exposé ainsi la logique de notre classification des différentes formes de coopération, il est utile maintenant d'explorer plus en détail les caractéristiques et des exemples pour chacune de ces catégories.

10.2 LE MUTUALISME INCONDITIONNEL

Plusieurs animaux sont dits « **grégaires** » plutôt que sociaux. Ces animaux se regroupent généralement pour tirer un certain nombre d'avantages de la présence de partenaires. Il existe un nombre important d'hypothèses à propos des avantages que procure la simple présence de congénères. La plupart de ces avantages constituent en fait une forme de mutualisme et se regroupent en deux grandes catégories :

1. les avantages qui réduisent le risque de prédatations
2. les avantages qui améliorent l'exploitation des ressources.

a) Les avantages réduisant la prédation

Le troupeau égoïste

Les animaux peuvent se regrouper simplement en vertu du fait que cela réduit leur risque d'être victimes d'un prédateur. Hamilton lui-même proposa un scénario qui peut mener à la formation d'un groupe à partir d'individus plus ou moins dispersés. Supposons des proies qui occupent un habitat plat, où les prédateurs ne peuvent provenir que de la périphérie et qui n'offre aucun endroit pour se réfugier. Lorsqu'un prédateur est détecté, un individu peut, dans ce contexte, réduire son risque de prédation en se plaçant derrière une autre proie pour que cette dernière soit plus près du prédateur et qu'elle ait, par conséquent, plus de risques d'en être la victime. Cette proie, cependant, a alors intérêt à réagir, en se plaçant à son tour derrière celle qui tentait de s'en servir comme bouclier ou derrière une autre proie potentielle. Ainsi, si ce raisonnement tient pour l'ensemble des proies, toutes tenteront de se protéger de l'attaquant en se plaçant derrière une victime alternative. La conséquence est une course vers le milieu, qui va favoriser la formation d'un groupe en présence d'un prédateur. C'est ce que Hamilton a défini comme un **troupeau égoïste**. L'avantage, dans ce cas, vient d'une réduction des dangers de prédation découlant de l'usage que l'on fait de partenaires comme boucliers.

La dilution

La présence au sein d'un groupe de proies alternatives réduit également par **dilution** le risque de prédation. La probabilité que chaque proie potentielle soit la victime d'un prédateur diminue avec le nombre d'individus dans le groupe. Par exemple, si un prédateur attaque une seule proie, cette dernière a 100 % de risques d'être la cible de l'attaque lorsqu'elle est seule. Cependant, lorsqu'elle est en compagnie d'une autre proie potentielle, ce risque n'est plus que de 50 % et ce, même sans s'en servir de bouclier. Cette dilution, qui se poursuit tant qu'on ajoute des proies potentielles au sein du groupe, procure un avantage mutuel à la présence des autres.



L'effet de dilution, cependant, n'existe que si les individus en groupe ne sont pas attaqués plus fréquemment que les individus solitaires et si le nombre de victimes d'un prédateur n'est pas différent lorsqu'il attaque un groupe.

La détection hâtive des prédateurs

Pour réussir à attraper une proie, un prédateur doit pouvoir s'en approcher suffisamment, c'est-à-dire arriver à franchir un rayon critique au-delà duquel toute fuite devient quasi inutile. Pour éviter la prédation, il suffit donc d'éviter de laisser un prédateur s'approcher de ce rayon critique. À cette fin, plusieurs animaux investissent un temps considérable en vigilance anti-prédateur. Chez les animaux terrestres, ces comportements consistent à lever la tête régulièrement pour scruter l'horizon. L'intervalle entre deux vigies doit évidemment être suffisamment court pour empêcher un prédateur qui serait apparu après la dernière vigie de franchir le rayon critique. Si les membres d'un groupe sont solidaires, de sorte que si l'un d'eux détecte un prédateur, ils en

sont tous informés, alors la présence d'intervalles suffisamment longs pour permettre à un prédateur de traverser le rayon critique devient plus rare pour l'ensemble du groupe. En effet, même sans se concerter, les vigies indépendantes des nombreux individus réduiront l'intervalle entre deux vigies consécutives au sein du groupe. Le groupe offre ainsi un moyen de **détection hâtive**.

L'effet confusion

Alors qu'il est aisé d'attraper une balle au vol, il devient plus difficile d'y arriver lorsqu'on vous en lance plusieurs à la fois, surtout si elles ont des trajectoires ou des vitesses variables. Les proies peuvent tirer avantage de cet effet. Lorsque plusieurs proies se retrouvent ensemble, elles peuvent en effet, dès lors qu'elles sentent une menace, entrecroiser leurs trajectoires afin de rendre la tâche d'en suivre une seule plus difficile par l'**effet de confusion**. Quiconque aura tenté avec une épisette d'attraper un individu en particulier dans un aquarium rempli de poissons saura apprécier cette difficulté.

b) Les avantages améliorant l'exploitation des ressources

Augmentation du temps passé à manger

Comme nous l'avons indiqué dans la section précédente, les intervalles de vigie diminuent lorsque les animaux sont en groupe. Par conséquent, un individu peut dans ce contexte réduire la fréquence de ses comportements de vigie sans pour autant mettre sa sécurité en péril, si l'intervalle entre deux vigies au sein du groupe reste suffisamment court pour empêcher une attaque surprise. En diminuant la fréquence de ses comportements de vigilance, un individu en groupe peut donc passer plus de temps à manger grâce à l'économie qu'il fait du temps passé à surveiller. Cet effet de la vie en groupe est certainement un de ceux qui est le plus fréquemment rapporté dans les publications scientifiques à propos des oiseaux et de plusieurs espèces de mammifères. Cela est vrai aussi chez l'humain. En effet l'observation d'individus assis à la table d'une cafétéria indique qu'ils passent plus de temps avec le regard dirigé vers l'horizon (vigilance) lorsqu'ils sont seuls et que cette vigilance diminue avec l'augmentation du nombre de personnes à la table. En fait, il y a fort à parier que le taux croîtrait encore plus rapidement si toute la nourriture d'une table se retrouvait dans un plat commun.

Accroissement du taux de récolte alimentaire

Lorsque deux individus cherchent de la nourriture ensemble, ils peuvent demeurer en contact sensoriel de sorte que dès qu'un des deux fait une découverte, l'autre peut en obtenir une part. Les deux individus, par conséquent, rencontrent des parcelles deux fois plus rapidement que s'ils cherchaient séparément. Naturellement, puisque ces parcelles sont partagées, ils doivent aussi en trouver deux fois plus juste pour arriver au même résultat. Il n'y a donc pas encore d'avantage réel. Pour qu'il puisse y avoir un avantage, il faut que certaines conditions soient respectées. Par exemple, que la parcelle découverte soit si riche qu'il n'est pas utile d'en découvrir plus

d'une. Dans ce cas, on aura trouvé deux fois plus vite la source de nourriture. Il est possible aussi que les ressources y soient si éphémères que la quantité récoltée ne soit pas affectée par la compétition du compagnon. Par exemple, une parcelle d'insectes qui s'enfuient dès qu'un animal se met à les exploiter. Il est possible alors que le nombre d'insectes récoltés par chacun dépende plus du temps qu'ils mettent à fuir que du nombre de compétiteurs qui les exploitent. Dans ces deux cas précis, il est possible que la recherche commune de nourriture accroisse le taux de récolte.



Il n'y a donc pas d'avantage en termes de taux de récolte sauf si la quantité de nourriture obtenue est indépendante du nombre de compétiteurs.

Réduction des risques alimentaires

Dans le scénario que nous venons d'évoquer, les deux individus ne peuvent obtenir d'accroissement du taux de récolte à moins que les parcelles soient inépuisables ou très éphémères. Si les parcelles ne rencontrent pas ces critères, les individus peuvent néanmoins soutirer une autre forme d'avantage alimentaire à demeurer ensemble. On admet que si les parcelles sont rares, il peut arriver qu'un individu malchanceux n'en trouve aucune avant la tombée de la nuit. Il est moins probable que la même malchance frappe deux individus. Donc, en cherchant ensemble, les individus courrent moins de risques de se retrouver bredouille. Dans ce cas, il est avantageux de chercher avec un autre pour profiter d'une réduction du **risque alimentaire**.



Il ne faut pas confondre le mot risque avec « danger ». Dans ce cas précis, le mot risque se rapporte à l'incertitude ou la variance du gain. Lorsque deux individus sont plus certains d'obtenir de la nourriture ensemble que séparément, alors il y a réduction du risque.

10.3 LE NÉPOTISME ALTRUISTE

La première explication évolutive pour les comportements altruistes entre individus apparentés a été fournie comme nous l'avons vu (§ 5.4) par le biologiste William Hamilton dans les années 1960. Même si Darwin avait fourni une première ébauche de la théorie de la sélection de parentèle en suggérant que la sélection pourrait agir au niveau de la famille ou de la colonie, ce concept a été formulé dans un cadre mathématique par Hamilton. Cette théorie est fondée sur le principe que les individus peuvent augmenter leur **aptitude inclusive** en accroissant le nombre de copies de leurs propres gènes transmis à la génération suivante, non seulement en se reproduisant, mais aussi en favorisant la reproduction d'individus apparentés. Hamilton exprime cela sous la forme d'une inégalité qui a pris son nom, la **règle de Hamilton** :

Règle de Hamilton

Un acte altruiste, qui impose un coût c au donneur mais procure un bénéfice b au receveur avec lequel il a un coefficient d'apparentement de r , pourra évoluer par sélection de parentèle si : $r b > c$.

Le paramètre r , le **coefficent d'apparentement** entre le donneur et le receveur, représente la fraction des allèles qu'ils ont hérité tous les deux d'un ancêtre commun (encart 10.1). Ainsi, selon cette règle, les individus ne devraient jamais diriger leurs comportements altruistes vers des individus avec lesquels $r = 0$. En fait, ce ne sont même pas tous les apparentés qui devraient faire l'objet de cet altruisme mais seulement ceux pour lesquels $r > c/b$. C'est-à-dire que plus le ratio c/b est élevé et plus il faudra que la cible de l'altruisme soit un proche parent pour que la sélection de parentèle puisse favoriser l'altruisme. Pour que la sélection de parentèle puisse agir, il faut donc non seulement qu'il y ait des mécanismes de reconnaissance des apparentés permettant aux individus de discriminer leurs congénères sur la base de leurs ressemblances génétiques (encart 10.2) mais également qu'ils favorisent les individus dont ils sont génétiquement le plus proches. L'altruisme est alors une forme de **népotisme**, la tendance d'un individu à favoriser les membres de sa famille. Des exemples en faveur de la théorie de la sélection de parentèle existent à l'intérieur de tous les groupes taxinomiques et correspondent essentiellement à des comportements dirigés vers des juvéniles pour réduire leur mortalité à l'approche d'un prédateur ou leur apporter des soins parentaux.



ENCART 10.1 Calcul de l'apparentement génétique chez des organismes diploïdes

Les organismes diploïdes sont des êtres vivants qui, à la conception, reçoivent pour chacun de leurs chromosomes une copie provenant du père et une copie provenant de la mère. L'humain, par exemple, est une espèce diploïde possédant 23 paires de chromosomes.

Le coefficient d'apparentement génétique r peut être établi suivant l'équation suivante :

$$r = L (0,5)^M$$

où L représente le nombre de lignées par lesquelles les gènes entre deux individus peuvent être partagés, et M est le nombre d'événements de fusion de gamètes nécessaires pour produire les deux individus pour lesquels nous cherchons à établir le r .

Par exemple, pour calculer le r entre deux frères ayant le même père et la même mère nous savons que $L = 2$, puisque les deux frères partagent des gènes issus de la lignée de leur mère et de celle de leur père. De plus, pour produire ces deux individus, il aura fallu deux fusions de gamètes, une pour chacun des frères. Dans ce cas :

$$r = 2(0,5)^2 = 0,5.$$

Par contre, si les frères sont des jumeaux identiques, c'est-à-dire qu'ils proviennent de la même fusion gamétique, alors

$$r = 2(0,5)^1 = 1,0.$$

Le calcul du coefficient d'apparentement entre un grand-père et sa petite-fille sera fondé sur le fait que ces deux individus ne peuvent partager des gènes qu'à partir d'une seule lignée, celle du grand-père et donc $L = 1$. Mais il aura fallu deux fusions de gamètes, l'une pour produire le parent (enfant du grand-père) et l'autre pour produire la petite-fille (du grand-père). Dans ce cas :

$$r = 1(0,5)^2 = 0,25.$$

a) Népotisme chez les vertébrés

Cris d'alarme chez les spermophiles

Un des exemples le plus souvent cités de népotisme altruiste chez les vertébrés est sans doute celui des spermophiles de Belding (*Spermophilus beldingi*), qui émettent des cris d'alarme lorsqu'ils détectent un prédateur. Ce comportement de sentinelle est effectué majoritairement par les femelles qui, contrairement aux mâles qui quittent leur territoire de naissance, sont quant à elles le plus souvent sédentaires. En conséquence, le voisinage des femelles risque d'être composé d'individus avec lesquels elles sont apparentées. Par conséquent, même si l'émission d'un cri d'alarme augmente leur risque de prédation individuel en les rendant plus facilement détectables, elles en retirent des bénéfices indirects lorsque ces cris permettent à leurs apparentés de fuir le danger. Ainsi, Sherman [2] a montré que les femelles sont moins souvent sentinelles lorsqu'elles ont peu de proches parents à proximité. De plus, à l'intérieur des groupes, les femelles étrangères qui ont réussi à se faire adopter effectuent également ce comportement beaucoup moins fréquemment que les femelles natives. Ces données sont en accord avec la sélection de parentèle.

Auxiliaires de reproduction

La reproduction coopérative, que l'on retrouve chez plusieurs espèces de mammifères, poissons et oiseaux, repose également, tout au moins en partie, sur la sélection de parentèle. Ce système de reproduction est caractérisé par la présence d'un ou plusieurs **auxiliaires** qui aident un couple reproducteur à prendre soin des jeunes qu'il a produits, en participant par exemple à la défense du territoire, à la construction du nid, à l'incubation ou encore au nourrissage des jeunes. Étant donné que les auxiliaires restent le plus souvent sur le territoire de leurs parents pour les aider à s'occuper de leurs frères et sœurs, avec lesquels ils possèdent par conséquent 50 % de gènes en commun, ce comportement altruiste est généralement expliqué par le fait que les auxiliaires en retirent des bénéfices indirects. Comme nous l'avons vu précédemment, cependant, plusieurs conditions doivent être vérifiées pour qu'un comportement puisse évoluer par sélection de parentèle. Tout d'abord, il faut que l'aide augmente le succès reproducteur du couple qui est assisté mais que l'investissement des auxiliaires ait un effet négatif sur leur aptitude.

Plusieurs études ont montré que les couples produisent en moyenne plus de descendants lorsqu'ils sont aidés par des auxiliaires plutôt que lorsqu'ils s'occupent seuls de leurs descendants. Chez certaines espèces, comme le chacal à chabraise (*Canis mesomelas*) ou le guêpier à front blanc (*Merops bullockoides*), une relation positive entre le succès reproducteur du couple et le nombre d'auxiliaires présents a également été mise en évidence. Ce comportement a donc bien un effet positif sur l'aptitude du receveur. En revanche, il est coûteux pour les auxiliaires car il implique une dépense énergétique. Ce coût énergétique est particulièrement important chez les suricates (*Suricata suricata*), car les jeunes ont besoin, lorsqu'ils sont encore au terrier, d'être continuellement surveillés et protégés des prédateurs. Or, seuls les auxiliaires effectuent cette tâche qui les empêche dans certains cas de s'alimenter

pendant 24 heures consécutives. À l'issue de cette période, ils perdent donc en moyenne 1,3 % de leur masse corporelle. Pendant que les auxiliaires surveillent les jeunes, le reste du groupe au contraire part en quête de nourriture, et chacun revient en moyenne de ces excursions avec un gain de masse de 1,9 %. Ce coût énergétique peut dans certains cas avoir également des effets négatifs à long terme, réduisant alors la survie ou la fécondité des auxiliaires.

Auxiliaires chez le guêpier à front blanc

Sachant qu'ils sont coûteux, la présence de ces comportements ne peut être expliquée par la sélection de parentèle que si le coût subi par le donneur est compensé par les bénéfices indirects qu'il en retire. Pour pouvoir conclure que ce mécanisme est responsable de l'évolution de la reproduction coopérative, il faut donc également s'assurer que l'investissement des auxiliaires varie en fonction du coefficient d'apparentement avec les descendants dont ils prennent soin. Pour évaluer l'importance de la sélection de parentèle dans l'évolution de la reproduction coopérative, Stephen

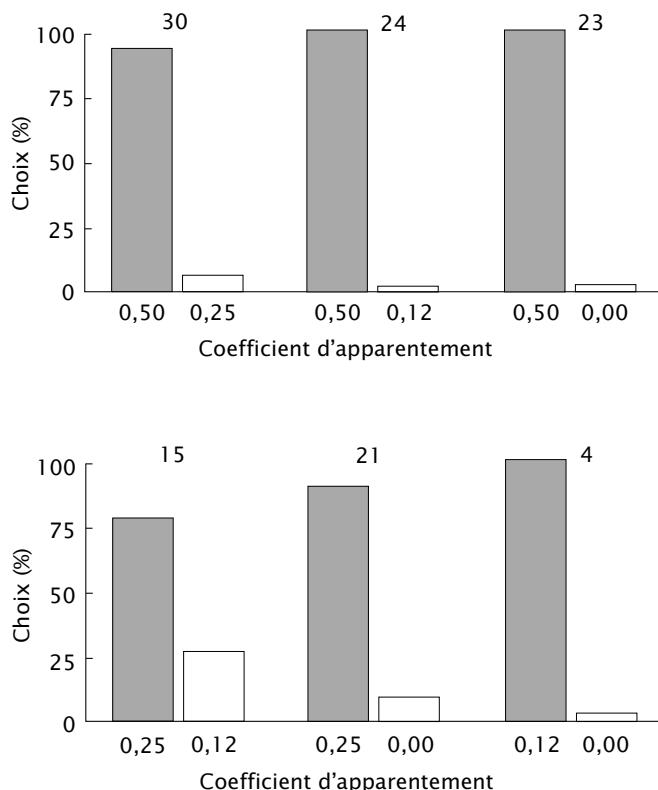


Figure 10.2 – Pourcentage d'individus ayant choisi d'assister l'un ou l'autre des deux couples qu'ils avaient la possibilité d'aider.

Les valeurs en abscisse représentent le coefficient d'apparentement entre les auxiliaires et chacun des couples qu'ils pouvaient aider, tandis que les nombres indiqués au-dessus des histogrammes indiquent la taille des échantillons pour chacune des 6 comparaisons. Adapté d'après Emlen (1997) [3].

Emlen et ses collègues de l'Université Cornell ont étudié pendant plusieurs années le comportement du guêpier à front blanc. Il s'agit d'une espèce particulièrement intéressante car seulement la moitié des individus qui ne se reproduisent pas choisissent de devenir des auxiliaires à la reproduction. De plus, les auxiliaires ont le plus souvent le choix d'aider plusieurs couples et peuvent de ce fait décider comment ils répartissent leur aide entre plusieurs nids pour favoriser la reproduction d'individus dont ils sont proches parents. Conformément aux résultats attendus, 94 % des auxiliaires, qui avaient le choix d'aider deux couples avec lesquels ils partageaient un pourcentage de gènes communs variable, ont choisi d'aider ceux dont ils étaient génétiquement le plus proches (figure 10.2).

b) Népotisme chez les invertébrés : les castes stériles chez les insectes sociaux

Si des comportements altruistes existent à l'intérieur de tous les groupes taxinomiques, les exemples les plus nombreux et les plus extraordinaires néanmoins sont ceux que l'on observe chez les insectes sociaux, notamment les hyménoptères (fourmis, guêpes et abeilles) et les homoptères (termites). Parmi eux, citons le cas de la fourmi *Camponotus saundersi*, mieux connue sous le nom de fourmi kamikaze, dont le corps est traversé de part en part par deux énormes glandes qui contiennent des sécrétions toxiques. Bien que ce soit au détriment de sa propre vie, cet insecte n'hésite pas à se faire exploser à l'approche d'un adversaire pour défendre sa colonie.

L'existence d'ouvrières stériles vouées entièrement à la survie de la colonie constitue un autre exemple remarquable d'altruisme observé chez de nombreux hyménoptères sociaux. La présence d'une caste d'ouvrières stériles chez ces insectes et le fait que l'altruisme y soit tellement répandu, peuvent être expliqués, en partie du moins, par leur système génétique particulier, l'**haplo-diploïdie**, qui influence de manière importante le mode de reproduction et le coefficient d'apparentement entre les ouvrières. Ce système génétique est caractérisé par le fait que les mâles se développent à partir d'un œuf non fécondé ; ils sont donc haploïdes et ne portent, par conséquent, qu'un seul exemplaire de chacun de leurs chromosomes. Les femelles, au contraire, se développent à partir d'un œuf fécondé ; elles sont de ce fait diploïdes, et portent quant à elles deux copies de chacun de leurs chromosomes. À cause de cette particularité, deux sœurs ouvrières possèdent 75 % de leur génome en commun, et non pas seulement 50 % comme chez les vertébrés où les mâles et les femelles sont tous deux diploïdes (encart 10.1). En effet, la moitié de leurs gènes qui proviennent de leur père haploïde est nécessairement identique chez les deux sœurs tandis que pour l'autre moitié qui est transmise par la mère, elles ont 50 % de chances de posséder les mêmes allèles (figure 10.3).

Les reines, par contre, n'ont que 50 % de leur génome en commun avec leurs descendants, et ce, que ce soit des filles ou des fils. Les ouvrières sont donc génétiquement plus proches de leurs sœurs qu'elles ne le seraient de leurs propres filles, si elles étaient devenues reines. Pour maximiser leur aptitude inclusive, elles ont donc davantage intérêt à prendre soin de leurs sœurs plutôt que de produire leurs propres descendants.

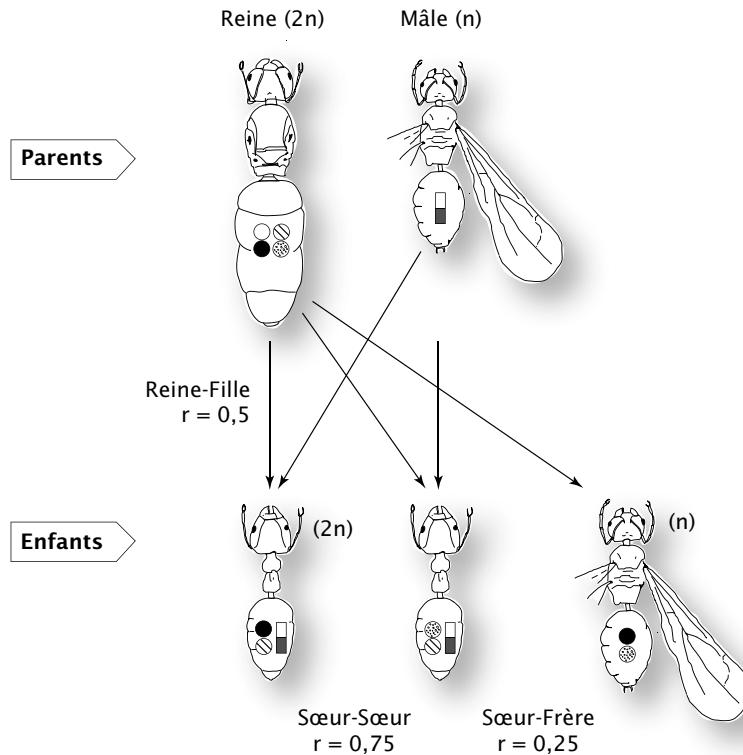


Figure 10.3 - Coefficients d'apparentement chez les insectes haplo-diploïdes.

Adapté d'après Aron et Passera (2000) [4].



Cela n'est vrai, cependant, que si les sœurs possèdent le même père et si la reine, par conséquent, ne s'est accouplée qu'avec un seul mâle. Dans le cas contraire, deux sœurs ne possèdent que 25 % de leurs gènes en commun, ce qui correspond également au coefficient d'apparentement entre une sœur et un frère (figure 10.3).

c) Les mécanismes de reconnaissance des apparentés

La sélection de parentèle ne fonctionne que si les individus sont capables de népotisme et donc de diriger leur altruisme vers les apparentés. Cela implique qu'ils doivent être en mesure non seulement de reconnaître leurs apparentés mais également d'ajuster l'importance de leur investissement altruiste en fonction de ce coefficient d'apparentement, qui détermine en bout de ligne les bénéfices indirects qu'ils retirent de leur altruisme. La reconnaissance des apparentés a été démontrée pour la première fois en 1979 chez une abeille d'Amérique du Nord, *Lasioglossum zephyrum*. Cet insecte vit dans des nids dont l'entrée est surveillée par une ouvrière gardienne. Lorsqu'un intrus cherche à pénétrer dans le nid, la gardienne le palpe avec ses antennes, puis décide de le laisser entrer s'il s'agit d'une de ses sœurs ou, au contraire, de le refouler s'il s'agit d'un parasite ou d'un individu de la même espèce mais appartenant

à une autre colonie. En effectuant des croisements en laboratoire, Greenberg [5] a obtenu des individus présentant des degrés d'apparentement qui variaient entre 0 et 75 %, lorsqu'il s'agissait respectivement d'individus totalement étrangers ou de sœurs ayant le même père. Il a présenté ensuite ces différents individus à une gardienne et montré que la probabilité que l'intrus soit autorisé à entrer dans la colonie augmente avec son coefficient d'apparentement avec la gardienne. Depuis, la reconnaissance des apparentés a été démontrée chez de nombreuses autres espèces et quatre types de mécanismes de reconnaissance des apparentés ont été proposés : reconnaissance spatiale, reconnaissance par association, reconnaissance par comparaison des phénotypes et reconnaissance allélique (encart 10.2).

Le mécanisme de reconnaissance des apparentés le plus simple est la **reconnaissance spatiale** qui repose sur des signaux environnementaux. Les apparentés, dans ce cas, sont associés à un endroit particulier et tous les individus qui se trouvent à l'intérieur de cette zone sont traités comme des proches parents et ce, quel que soit leur réel coefficient d'apparentement. De nombreux exemples en faveur de ce mécanisme existent chez les oiseaux qui, le plus souvent, ne s'occupent de leurs jeunes que lorsqu'ils sont à l'intérieur du nid. Chez ces espèces, si les oisillons sont déplacés ne serait-ce que de quelques centimètres, ils sont abandonnés par leurs parents, malgré leurs cris de détresse. À l'inverse, si une femelle parasite pond dans le nid d'un couple hôte, le jeune parasite est alors nourri par ses parents adoptifs qui le considèrent comme un de leurs propres descendants, et ce, même s'il s'agit d'un jeune d'une autre espèce.

La **reconnaissance par association**, qui constitue le mécanisme le plus fréquemment observé, repose quant à elle sur la reconnaissance de signaux phénotypiques. Cette reconnaissance n'est pas innée et nécessite, par conséquent, l'apprentissage d'un modèle de référence comme c'est le cas pour l'empreinte (chapitre 3). Chez les mammifères, la reconnaissance se fait essentiellement grâce à des signaux olfactifs. Les rats, par exemple, apprennent à reconnaître l'odeur de leur mère et de leur fratrie et traitent ensuite tous les individus qui ont cette odeur comme des apparentés. Si de jeunes rats sont élevés dès leur naissance avec des individus non apparentés, ils préféreront par la suite ces individus qui leur sont familiers, plutôt que des individus qui leur sont réellement plus proches génétiquement mais n'ont pas l'odeur acquise du modèle de référence.

Dans le cas de la **reconnaissance par comparaison** des phénotypes, les individus ont également besoin d'une période d'apprentissage durant laquelle ils assimilent les signaux émanant de leurs congénères à un modèle de référence. Lorsqu'ils rencontrent ensuite un autre individu, ils comparent les signaux émis par cet individu à leur modèle de référence, et évaluent s'il s'agit ou non d'un proche parent en fonction du degré de recouvrement des signaux. Contrairement à la reconnaissance par familiarité, ce mécanisme permet à un individu de reconnaître comme apparenté un inconnu qu'il n'a jamais rencontré auparavant.

Finalement, la **reconnaissance allélique** repose également sur la comparaison d'un phénotype par rapport à un modèle de référence. Cette fois-ci néanmoins, le modèle de référence est inné et les signaux sont d'origine génétique. Tous les individus porteurs

d'un gène ou d'un complexe de gènes particulier sont donc reconnus comme apparentés. Ce mécanisme, appelé également effet barbe verte, a été mis en évidence chez la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*). Chez cette espèce, seules les reines Bb qui sont hétérozygotes pour l'allèle Gp-9 se reproduisent et sont tolérées par les ouvrières, tandis que les reines homozygotes bb et BB meurent prématurément pour des raisons inconnues (reines bb) ou sont agressées et tuées par les ouvrières (reines BB).



ENCART 10.2 Les quatre mécanismes de reconnaissance des apparentés

1 – Reconnaissance spatiale

Tout individu associé à une zone particulière de l'environnement, telle qu'un nid ou un territoire, est considéré comme un apparenté.

2 – Reconnaissance par association

Tout individu porteur d'un signal appris au cours d'une période sensible de leur développement est considéré comme une apparenté.

3 – Reconnaissance par comparaison des phénotypes

Les individus sont considérés comme apparentés selon le degré de recouvrement de leurs signaux à ceux d'un modèle acquis au cours du développement.

4 – Reconnaissance allélique

Également appelé effet « barbe verte », il s'agit d'un mécanisme qui reconnaît la présence de gènes communs à partir de leur manifestation phénotypique.

10.4 LE MUTUALISME CONDITIONNEL

L'évolution de cette forme de coopération conditionnelle ne pose aucun problème lorsque la coopération est aussi la réponse la plus payante pour le partenaire, comme dans l'exemple des lionnes qui chassent ensemble. Mais un problème important se pose lorsque la coopération n'est pas l'option la plus payante pour le partenaire, de sorte qu'un joueur s'expose à la tricherie ou l'exploitation par son partenaire social. Ce problème est illustré par un jeu qui, formulé dans les années 1950 par Flood et Dresher de l'Institut Rand aux États-Unis, a ensuite été repris et analysé par Albert Tucker (1905-1995), professeur au département de mathématiques de l'université Princeton qui le baptisa le **dilemme du prisonnier**.

Ce jeu mime une situation qui implique deux complices ayant été arrêtés et étant soupçonnés par la police d'avoir commis un crime ensemble. Les policiers, cependant, n'ont pas suffisamment de preuves pour les accuser et leur proposent, indépendamment de ce fait, un marché. Chacun est interrogé séparément et peut soit ne pas accuser son complice d'avoir commis le crime (coopération), soit au contraire le dénoncer (trahison). Si aucun des deux ne passe aux aveux, les policiers n'ont alors qu'une très petite charge à retenir contre eux et ils sont, par conséquent, condamnés à seulement une année de prison. Il s'agit là de coopération mais conditionnelle à ce que le

complice coopère aussi. Si un des individus choisit de coopérer mais que son partenaire le trahit, alors le traître est libéré immédiatement et celui qui a tenté de coopérer en demeurant silencieux reçoit la plus lourde peine : cinq ans de prison ferme. Cette possibilité d'une libération immédiate fait en sorte que la trahison peut apparaître comme une option intéressante, mais à condition, bien sûr, que le partenaire, lui, reste muet. Enfin, si les deux s'accusent mutuellement d'avoir commis le crime, ils écopent chacun d'une peine de trois ans de prison. Dans une telle situation, les deux complices s'en sortiraient beaucoup mieux s'ils coopéraient en demeurant silencieux plutôt qu'en s'accusant mutuellement. Mais en voulant coopérer ils s'exposent à la trahison du complice, ce qui leur imposerait la plus lourde peine de toutes. Cette situation peut être représentée par une matrice de gains (tableau 10.1).

Tableau 10.1 – Matrice des gains du dilemme du prisonnier.

Chacun des deux opposants peut utiliser la coopération ou la trahison. Dans cette matrice, R représente la récompense pour une coopération mutuelle, tandis que P correspond, au contraire, à la punition de l'égoïste si les deux opposants jouent la trahison. Enfin, si un seul des deux opposants coopère et l'autre joue la trahison, T représente la tentation de l'égoïste et S le salaire de la dupe. Les paramètres R, T, P et S peuvent prendre d'autres valeurs que celles indiquées dans cette matrice, mais il s'agit toujours d'un dilemme du prisonnier tant que $T > R > P > S$.

		Rester silencieux (i.e. Coopérer)	Dénoncer (i.e. Tahir)
		R	S
Rester silencieux	Dénoncer	1 an de prison	5 ans de prison
Dénoncer	Rester silencieux	T Pas de prison	P 3 ans de prison

Lorsque les deux opposants n'interagissent qu'une seule fois, la trahison est la seule alternative rationnelle. En effet, chaque individu fait mieux s'il adopte cette stratégie plutôt que l'autre, et ce, quelle que soit la stratégie adoptée par son opposant ($T > R$ et $P > S$). Par conséquent, même si la coopération mutuelle procure un gain plus élevé que la trahison mutuelle, on s'attend à ce que les deux opposants adoptent le choix rationnel et donc jouent tous les deux la trahison.

C'est donc pour cette raison que la coopération conditionnelle ne peut évoluer facilement lorsqu'elle s'expose à la tricherie. Il apparaît cependant que lorsque le jeu du dilemme du prisonnier est répété, c'est-à-dire que les mêmes individus ont plusieurs occasions de se rencontrer, il peut devenir avantageux de coopérer. C'est à Robert Axelrod, de l'université du Michigan, que revient le mérite d'avoir le premier démontré qu'une forme de coopération pouvait émerger du jeu répété du dilemme du prisonnier.

a) L'émergence de la stratégie donnant-donnant

Pour voir si une stratégie de coopération pouvait émerger d'un jeu du dilemme du prisonnier, Robert Axelrod organisa un tournoi informatique international, pour lequel

il a invité des collègues de différentes disciplines à proposer une stratégie sous la forme d'un programme informatique. Chaque stratégie devait ensuite jouer un dilemme du prisonnier répété 200 fois contre chacune des alternatives, ce qui permettait de donner un score à chacune d'entre elles. Axelrod ajoute, cependant, une condition additionnelle au dilemme du prisonnier répété. Il fait usage d'une matrice de gains pour laquelle $R > (T + S)/2$. Il impose cette condition pour éliminer d'emblée toute stratégie qui permettrait à deux individus de profiter de la situation simplement en alternant les rôles de dupe et de traître d'un jeu à l'autre. Avec cette nouvelle condition, cette alternance, qui de fait est une forme d'altruisme réciproque que nous verrons à la prochaine section, n'est pas profitable.

De toutes les stratégies, c'est le programme « **donnant-donnant** » (*tit-for-tat*), soumis par le théoricien des jeux Anatol Rapoport (1911-2007), qui remporta le tournoi. Cette stratégie conditionnelle consiste à jouer la coopération lors de la première rencontre avec un joueur, puis à imiter systématiquement lors des rencontres suivantes l'action que ce joueur a adoptée au tour précédent. Le succès de cette stratégie est dû au fait que les individus, même s'ils coopèrent lors de la première interaction, punissent les traîtres lors des interactions suivantes. De plus, comme ils pardonnent et reviennent à la coopération dès que leur opposant se remet à coopérer, cette stratégie permet d'expliquer comment la coopération mutuelle peut évoluer et être maintenue à l'intérieur des populations. La stratégie donnant-donnant émerge donc comme imbattable dans un jeu répété du dilemme du prisonnier.

 Pour cela, néanmoins, il est nécessaire que les individus ignorent le nombre exact de fois où ils vont se rencontrer, car, sinon, la meilleure solution pour les deux joueurs est de ne pas coopérer lors de la dernière rencontre, et, par conséquent, également lors de toutes les rencontres précédentes.

 En outre, il existe un problème important avec la stratégie donnant-donnant : bien qu'une fois répandue, elle soit imbattable, elle ne peut faire mieux que l'alternative de toujours trahir. De ce fait, elle est tout à fait incapable d'envahir une population de traîtres. Pour expliquer son existence, il faut donc invoquer d'autres mécanismes qui auraient permis sa propagation initiale à l'ensemble d'une population. Ces mécanismes sont souvent difficiles à expliquer et il n'est pas surprenant, par conséquent, que les cas documentés de donnant-donnant dans un jeu de dilemme du prisonnier demeurent rares.

Donnant-donnant : l'inspection de prédateurs par les épinoches

Plusieurs espèces de poissons présentent ce comportement caractéristique qui consiste à effectuer des mouvements lents et sinués en direction d'un prédateur pour évaluer le danger qu'il représente. Ce comportement peut paraître étrange car le poisson qui s'éloigne du reste du groupe pour s'approcher du prédateur risque d'être tué. Cependant, l'information qu'il en retire est bénéfique, car cela lui permet de juger des intentions du prédateur, et de pouvoir reprendre ses activités normales si le prédateur n'est pas dangereux. Les épinoches à trois épines effectuent fréquemment ce comportement par paires et les deux poissons nagent dans ce cas côté à côté en s'approchant du prédateur. Il peut arriver néanmoins que l'un des deux ou même les deux individus restent en retrait.

Manfred Milinski [6], de l'Institut Max-Planck de limnologie, a mené des expériences en laboratoire sur le comportement d'inspection de prédateur chez l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*). Selon lui, ce système pourrait constituer dans certaines circonstances une situation de dilemme du prisonnier, dans laquelle chaque individu peut décider soit de coopérer, c'est-à-dire de s'approcher du prédateur, soit de ne pas coopérer et de rester en retrait. D'après lui, même si les gains associés à chaque alternative ne peuvent pas être estimés précisément, l'inégalité ($T > R > P > S$) est probablement le plus souvent vérifiée. En effet, le comportement d'inspection effectué par un ou plusieurs individus permet d'obtenir des informations utiles qui sont transmises aux autres membres du groupe et leur permettent d'échapper au prédateur. Le gain associé à la coopération mutuelle devrait, par conséquent, être plus élevé que celui associé à la trahison mutuelle ($R > P$). Néanmoins, un individu, qui bénéficie de cette information sans risquer sa vie pour l'obtenir, devrait avoir la probabilité de survivre la plus élevée ($T > R$), tandis que celui qui inspecte seul devrait au contraire avoir le taux de mortalité le plus élevé, puisque le risque de prédation, dans ce cas, n'est pas dilué entre plusieurs proies potentielles ($R > S$).

Sachant que ce système est probablement conforme à un dilemme du prisonnier, Milinski a donc voulu tester si les individus utilisent une stratégie de type « donnant-donnant ». Pour cela, il a utilisé un dispositif très ingénieux en simulant, à l'aide d'un miroir, la présence d'un congénère qui pouvait être en retrait ou nager à côté du poisson testé. Plus précisément, il a utilisé un aquarium contenant deux compartiments, et placé dans l'un des deux compartiments un prédateur et dans l'autre, une épinoche. Du côté de l'épinoche, il a également déposé un miroir ; le poisson testé avait ainsi l'impression d'être en présence d'un congénère qui, selon l'angle du miroir, coopérait ou restait en retrait (figure 10.4).

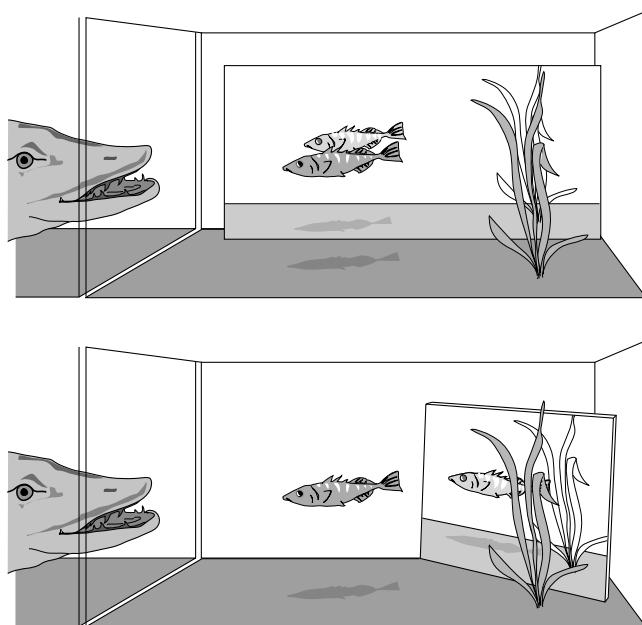


Figure 10.4 – Dispositif expérimental utilisé pour étudier le comportement d'inspection d'un prédateur.

Il a trouvé que le comportement des épinoches ressemble à un comportement de type « donnant-donnant ». En effet, dans la condition où les poissons étaient testés avec un miroir qui simulait la présence d'un congénère coopératif, ils continuaient à coopérer pendant toute la durée des tests et s'approchaient de ce fait très près du prédateur. À l'inverse, dans la condition qui simulait la présence d'un traître, ils cessaient de coopérer et restaient alors beaucoup plus en retrait.

10.5 L'ALTRUISME RÉCIPROQUE

Un autre mécanisme qui permet d'expliquer les comportements de coopération conditionnelle entre individus non apparentés est l'altruisme réciproque. Selon cette théorie, proposée par Robert Trivers en 1971 [7], les individus aident leurs congénères pour que ceux-ci leur rendent ultérieurement la pareille. Il faut donc qu'il y ait échange entre les rôles de donneur et de receveur, pour que chacun des deux protagonistes puisse retirer un bénéfice de cette interaction, précisément ce qu'Axelrod avait exclu comme stratégie possible dans son tournoi du dilemme du prisonnier répété. Contrairement au mutualisme conditionnel du dilemme du prisonnier, il existe plus d'exemples probants d'altruisme réciproque, où l'altruiste d'un jour est ensuite le bénéficiaire de l'altruisme de son partenaire précédent. Cette forme d'altruisme nécessite que les individus puissent se reconnaître et se souvenir des rôles adoptés par les partenaires d'une fois à l'autre. Les primates, du fait qu'ils sont les mammifères cognitivement les plus développés, sont souvent étudiés dans ce contexte. Ces conditions sont semblables à celles de la stratégie « donnant-donnant » qui est plus ou moins une stratégie plausible dans un contexte d'altruisme réciproque. Il faut pouvoir éviter les partenaires qui refusent d'être altruistes.

Les sessions d'épouillage si caractéristiques des relations sociales entre les individus de plusieurs espèces de primates servent sans doute de ciment social. Elles illustrent souvent de manière évidente la structure sociale et les rangs de dominance car les plus subordonnés cherchent habituellement à épouiller des individus plus haut dans la hiérarchie sociale. Cette attirance vers l'épouillage des individus plus dominants n'est pas un hasard. Il semble clair que celui qui épouille rend un service agréable à celui qui est épouillé. Quelquefois, l'épouillé demeure passif, ce qui laisse entendre que le service rendu sera peut-être repayé plus tard, soit en obtenant une session d'épouillage à son tour, soit en obtenant la protection ou les faveurs de celui qui a été épouillé. Parfois aussi, l'épouillage est mutuel et les deux individus raffermissent peut-être leurs liens sociaux mais, dans ce cas, l'épouillage passe de la réciprocité au mutualisme conditionnel. Quoi qu'il en soit, l'épouillage semble fournir une situation privilégiée pour la mise en place d'altruisme réciproque. Reste à le démontrer clairement.

*Altruisme réciproque chez le vampire d'Azara (*Desmodus rotundus*)*

Cette chauve-souris d'Amérique centrale a la particularité de ne pouvoir survivre plus de deux jours consécutifs sans absorber le sang des ânes et des chevaux. Par conséquent, si la récolte de sang lors de la troisième nuit est infructueuse, l'animal meurt, à moins qu'un voisin plus chanceux ne lui offre un don de sang pour lui permettre de survivre. Ce partage est évidemment coûteux pour le donneur, dont le temps d'autonomie est alors réduit de 5 à 6 %. En revanche, le receveur peut gagner jusqu'à 30 % d'autonomie, le don de sang est donc un cas d'altruisme.

Sachant que la proportion d'individus qui reviennent bredouilles chaque nuit est importante (30 % des jeunes et 7 % des femelles adultes), le taux de mortalité en l'absence de dons de sang devrait être supérieur à 80 %. Or, Wilkinson (1984) a montré qu'il n'est en réalité que de 24 %. Dans la majorité des cas, les échanges se font entre la mère et ses petits, et il s'agit alors de népotisme altruiste (figure 10.1). Cependant, dans 30 % des cas, les femelles se comportent de manière altruiste envers des individus non apparentés, le plus souvent des jeunes mais parfois aussi d'autres femelles adultes. Dans ce cas, néanmoins, les dons sont toujours offerts à des femelles familières avec lesquelles elles passent au moins 60 % de leur temps dans les troncs d'arbre et qui auront de ce fait de nombreuses opportunités de leur rendre la pareille ultérieurement lorsqu'elles en auront besoin à leur tour. L'altruisme réciproque par conséquent constitue l'explication la plus logique pour tenir compte des échanges de sang entre individus non apparentés. De plus, bien que les femelles ne devraient jamais accepter d'aider un congénère qui leur aurait refusé de l'aide auparavant, l'étude de Wilkinson ne permet pas non plus de tester si la décision des individus de coopérer ou non est conditionnelle à l'issue de l'interaction précédente.

10.6 LA COERCITION

Lorsque la coopération n'est pas l'alternative la plus payante pour un partenaire on peut utiliser la manière forte pour le forcer à adopter cette option. Certains animaux font usage de comportements qui bénéficient à un congénère simplement parce que ce dernier, généralement plus fort et plus dominant, les force à agir ainsi. Bien que ce mécanisme ait suscité très peu d'intérêt jusqu'à présent, comparativement aux autres explications, la **coercition** ou **coopération forcée** est probablement fréquente à l'intérieur des sociétés animales, en particulier chez les primates. Les macaques rhésus (*Macaca mulatta*), par exemple, sont fréquemment punis par des membres de leur groupe s'ils découvrent une source de nourriture sans émettre un cri pour avertir leurs congénères de cette découverte. Les femelles vervets (*Chlorocebus aethiops*) peuvent, quant à elles, effectuer des représailles et s'en prendre directement aux jeunes dont les parents les ont chassées d'une parcelle de nourriture pour les forcer à partager leurs ressources.

Dans le cas de la reproduction coopérative, la présence des auxiliaires est souvent due au fait que les ressources ne sont pas suffisamment abondantes dans l'environnement pour permettre aux jeunes de quitter leur territoire de naissance et d'établir leur propre territoire de reproduction. Ainsi, ils n'ont pas d'autre choix que de rester sur le territoire de leurs parents mais doivent, pour être autorisés à y rester, contribuer aux soins parentaux et notamment au nourrissage des jeunes. S'ils ne le font pas ou que leur investissement est insuffisant, ils sont alors attaqués par le mâle dominant qui les force ainsi à coopérer. Ce phénomène a été mis en évidence chez le mérion superbe (*Malurus cyaneus*) : pour manipuler l'investissement des auxiliaires, ces derniers étaient expérimentalement retirés du territoire puis réintroduits 24 heures plus tard, à différents moments de la saison de reproduction. Seuls les auxiliaires qui ont été retirés pendant la phase d'incubation ou de nourrissage des jeunes ont été agressés au moment de leur retour, tandis qu'aucune agression dirigée vers les auxiliaires n'a été observée en dehors de la période de reproduction.

Points clefs

- La coopération se rapporte aux comportements qui procurent des avantages mutuels aux partenaires.
- La coopération peut être inconditionnelle dans les cas où son effet ne dépend pas de la réponse du partenaire. Il s'agit alors soit de mutualisme soit de népotisme altruiste.
- Le népotisme altruiste est attendu lorsqu'un acte respecte la règle de Hamilton $r b > c$ et que les individus sont capables de reconnaître les apparentés.
- Il existe quatre façons de reconnaître les apparentés : 1) la reconnaissance spatiale, 2) la reconnaissance par association, 3) la reconnaissance par comparaison des phénotypes et 4) la reconnaissance allélique.
- La coopération conditionnelle pose un problème sérieux lorsque la coopération n'est pas l'alternative la plus payante pour le partenaire. Lorsque c'est le cas, le dilemme du prisonnier illustre la difficulté d'obtenir l'évolution de la coopération.
- On peut se sortir de ce dilemme lorsque le jeu du dilemme du prisonnier est joué à répétition entre les mêmes joueurs. Il devient alors possible de voir émerger une coopération sous forme d'un mutualisme conditionnel à condition que les opposants utilisent une stratégie de type « donnant-donnant ». L'inspection des prédateurs par l'épinoche est un exemple qui illustre ce mécanisme.
- La forme la plus répandue de coopération conditionnelle est sans doute l'altruisme réciproque où chaque individu est altruiste ou bénéficiaire. Cette forme d'altruisme requiert aussi des stratégies du type « donnant-donnant » mais les actes sont étaisés dans le temps au lieu d'être simultanés. Les dons de sang des chauves-souris vampires et la sollicitation d'aide chez les babouins olive en sont de bons exemples.
- Il peut aussi exister des formes de coopération par coercition où un individu plus fort ou dominant force un autre à adopter une stratégie coopérative même si ce n'est pas la plus payante pour lui.

Pour en savoir plus

ARON S. et PASSERA L., *Les Sociétés animales : évolution de la coopération et organisation sociale*, De Boeck Université, 2000.

LEGALLIARD J.-F. et FERRIÈRE R., « L'évolution de la coopération », dans *Écologie comportementale* (Danchin É., Giraldeau L.-A. et Cézilly F. éds), Dunod, Paris, 2005, pp. 407-440.

DANCHIN É. et GIRALDEAU L.-A., « Vivre en groupe : hypothèse et controverses », dans *Écologie comportementale* (Danchin É., Giraldeau L.-A. et Cézilly F. éds), Dunod, Paris, 2005, pp. 367-405.

Questions de révision

10.1 Une population de lionnes a un coefficient d'apparentement de $r = 0,33$. Au sein de cette population vous observez une femelle qui aide une autre à élever ses petits en les allaitant pendant que l'autre va chasser. Sachant qu'à cause de cette aide la lionne produit un petit de moins au cours de sa vie mais qu'elle permet à celle qu'elle aide d'en élever deux de plus, expliquez s'il peut s'agir d'un cas de népotisme altruiste ?

10.2 Expliquez le problème principal de l'évolution de la coopération conditionnelle.

10.3 Si une reine abeille a eu deux partenaires sexuels qui ont contribué également à la fécondation, expliquez comment les coefficients d'apparentement entre une reine et sa fille, une sœur et un frère et deux sœurs en seront affectés, comparé à un cas avec un seul père. Expliquez si, selon vous, cela aura un effet sur le rôle de l'haplodiploïdie dans l'explication de l'évolution des castes sociales chez les hyménoptères.

10.4 Quelles sont les caractéristiques du jeu du dilemme du prisonnier répété qui fait en sorte qu'il sert à analyser le mutualisme conditionnel plutôt que l'altruisme réciproque ?

Réponses

10.1 La règle de Hamilton dit qu'un acte de népotisme altruiste se répand lorsque $rB > C$. Nous savons que $r = 0,33$. Le B, dans ce cas, est le bénéfice indirect, soit 2 petits de plus produits par l'aidee. Le coût C est un petit de moins produit par l'aident. En remplaçant dans la règle de Hamilton, on a : $0,33 \times 2 > 1$. La règle ne tient pas dans ce cas car 0,66 n'est pas plus grand que 1. La lionne qui aide ne le fait pas par népotisme altruiste. Il doit donc y avoir une autre interprétation pour cette aide.

10.2 La coopération conditionnelle a ceci de particulier qu'elle dépend de la coopération du partenaire. Dans certains cas, le partenaire peut avoir des options plus lucratives que de coopérer. C'est le cas, notamment, dans le dilemme du prisonnier où le plus grand gain est obtenu en trahissant un partenaire qui coopère. La possibilité d'une trahison est donc le principal problème d'une situation de coopération conditionnelle.

10.3

	1 partenaire sexuel	2 partenaires sexuels
Reine et sa fille	0,5	0,5
Sœur et sœur	0,75	0,5
Sœur et frère	0,25	0,25

Explication : la reine ne partage avec sa fille que les gènes qu'elle lui transmet et cette proportion est toujours la même, quel que soit le nombre de partenaires qu'elle a eus.

Les deux sœurs partagent à l'identique les gènes obtenus de leur père qui représente la moitié de leur génome. L'autre moitié provient des gènes maternels qu'elles ont 50 % des chances de partager. $100\% (0,5) \text{ (père)} + 50\% (0,5) \text{ (mère)} = 0,75$. Lorsque leur mère a eu deux partenaires sexuels, alors cette fois elles ont seulement 50 % de chances d'avoir les gènes du même père, ce qui fait $50\% (0,5) \text{ (père)} + 50\% (0,5) \text{ (mère)} = 0,5$.

Un frère ne reçoit aucun gène paternel. Donc 50 % du génome de la sœur ne peut jamais être partagé avec son frère. Pour l'autre moitié de son génome, elle a 50 % de chances de partager ses gènes maternels avec son frère. $0\% (0,5) \text{ (père)} + 50\% (0,5) \text{ (mère)} = 0,25$. Puisque la contribution du père n'est pas partageable, le nombre de partenaires qu'a eus sa mère n'affecte pas cette valeur.

L'ajout d'un partenaire sexuel réduit le coefficient d'apparentement entre les sœurs, le rendant semblable à celui de tous les autres animaux. Cela réduit considérablement l'importance de l'haplo-diploïdie dans l'explication de l'origine des castes stériles.

10.4 Dans les cas de mutualisme conditionnel, l'action doit être simultanée entre les joueurs et la conséquence instantanée. Or, dans l'altruisme réciproque, un joueur joue la coopération au temps t et l'autre rend la pareille au temps $t + 1$. Ni les actes ni les gains de la coopération ne sont instantanés.

GLOSSAIRE

Acquisition (<i>acquisition</i>)	Phase de l'apprentissage pendant laquelle l'animal acquiert la réponse ou l'association.
Acte consommatoire (<i>consummatory act</i>)	Acte d'un registre motivationnel qui met un terme à la pulsion qui motivait les comportements de ce répertoire.
Actogramme (<i>actogram</i>)	Représentation graphique de l'activité d'un animal au cours d'une période de temps. La fréquence de l'activité est en ordonné alors que le temps écoulé est en abscisse.
Adaptation évolutive (<i>evolutionary adaptation</i>)	Caractère phénotypique fixé au sein d'une population par le processus de sélection naturelle .
Adaptation physiologique (<i>physiological adaptation</i>)	Processus d'ajustement graduel des caractéristiques physiologiques d'un individu à ses nouvelles conditions environnementales.
Allomone (<i>allomone</i>)	Produit d'une glande exocrine dont la réception affecte le comportement d'un récepteur d'une autre espèce que l'émetteur.
Altruisme réciproque (<i>reciprocal altruism</i>)	Alternance entre deux joueurs, des rôles d'altruiste et de bénéficiaire.
Anisogamie (<i>anisogamy</i>)	Asymétrie concernant la taille des gamètes chez une espèce à reproduction sexuée.
Anthropomorphisme (<i>anthropomorphism</i>)	Projection de capacités, d'intentions et de sentiments humains dans un objet ou un animal.
Apprentissage non-associatif (<i>non-associative learning</i>)	Apprentissage qui ne comporte pas la formation d'une association entre deux événements.
Approche hypothético-déductive (<i>hypothetico-deductive approach</i>)	Approche de l'écologie comportementale où les hypothèses à tester sont déduites à partir de principes premiers tels que l'optimisation des caractères par la sélection naturelle.

Glossaire

Approvisionnement (<i>foraging</i>)	Suite de comportements associée à la recherche, la capture et la consommation d'une ressource.
Approvisionnement centripète (<i>central place foraging</i>)	Forme d'exploitation de parcelles qui consiste à transporter à répétition des charges de proies d'une parcelle vers un point central, nid ou terrier.
Aptitude inclusive (<i>inclusive fitness</i>)	Aptitude d'un individu calculée en tenant compte des conséquences de son comportement non seulement sur sa propre reproduction (aptitude directe) mais aussi sur celle des congénères qui lui sont apparentés (aptitude indirecte).
Auxiliaires (<i>helpers</i>)	Individus adultes qui offrent une assistance comportementale à la reproduction d'un autre au lieu de s'occuper de leurs propres jeunes.
Béhaviorisme (<i>behaviourism</i>)	Étude du comportement animal fondé exclusivement sur la mesure quantitative des réponses comportementales, et qui considère les processus mentaux internes qui ont pu les générer inaccessibles à la science.
Caractère sexuel primaire (<i>primary sexual character</i>)	Caractère utilitaire qui est le résultat de la sélection naturelle et qui augmente la capacité de reproduction d'un individu.
Caractère sexuel secondaire (<i>secondary sexual character</i>)	Caractère qui est le résultat de la sélection sexuelle et dont l'utilité consiste à gagner l'accès aux partenaires sexuels et leurs gamètes.
Cause fonctionnelle (<i>functional or ultimate cause</i>)	Conséquence du comportement sur laquelle la sélection naturelle a agi pour accroître son efficacité. C'est une adaptation évolutive .
Cause ontogénétique (<i>ontogenetic cause</i>)	Séquence temporelle des interactions génétiques et environnementales nécessaires à la production d'un comportement.
Cause phylogénique (<i>phylogenetic cause</i>)	Part d'un comportement hérité à partir d'ancêtres communs à d'autres espèces.
Cause proximale (<i>proximal cause</i>)	Déclencheurs du comportement et mécanismes neurophysiologiques qui gèrent l'interaction des stimuli externes et internes à l'animal.
Choix cryptique (<i>cryptic choice</i>)	Capacité des femelles à choisir les spermatozoïdes de certains mâles en particulier après l'insémination.

Chronobiologie (<i>chronobiology</i>)	Étude des structures, des mécanismes et des fonctions qui se rapportent aux horloges biologiques.
Coefficient d'apparentement (<i>coefficient of relatedness</i>)	Paramètre identifié par r qui donne la probabilité qu'un gène d'un individu soit présent par descendance chez un autre individu ou, dit autrement, la fraction du génome partagé par descendance entre deux individus. Cette mesure est différente du coefficient de consanguinité d'un sujet qui, lui, correspond au coefficient d'apparentement de ses parents.
Coercition (<i>coercion</i>)	Voir Coopération forcée .
Colombe (<i>dove</i>)	En théorie des jeux , stratégie dans le jeu faucon-colombe qui consiste à quitter dès que l'opposant escalade .
Communication (<i>communication</i>)	Émission d'un signal dont l'objectif est d'affecter le comportement d'un récepteur au profit de l'émetteur.
Communication privée (<i>private communication</i>)	Usage d'une modalité pour l'émission de signaux qui sont imperceptibles par une audience donnée, par exemple les prédateurs.
Communication vraie (<i>true communication</i>)	Émission d'un signal dont l'effet profite tant au récepteur qu'à l'émetteur.
Compétition spermatique (<i>sperm competition</i>)	Compétition entre les spermatozoïdes de plusieurs mâles pour féconder les œufs d'une femelle.
Conditionnement classique (<i>classical conditioning</i>)	Forme d'apprentissage associatif dans lequel un stimulus (initialement neutre) vient à la suite de présentations répétées à s'associer à un stimulus inconditionné qui déclenche une réponse involontaire.
Conditionnement opérant (<i>operant conditioning</i>)	Forme d'apprentissage associatif dans lequel une réponse (un opérant) est associée à sa conséquence (le renforcement).
Configuration dynamique (<i>dynamic configuration</i>)	Agencement des éléments selon leur mouvement réciproque nécessaire à la reconnaissance d'un stimulus signal .
Configuration statique (<i>static configuration</i>)	Agencement fixe des éléments nécessaire à la reconnaissance d'un stimulus signal .
Coopération (<i>cooperation</i>)	Situation où l'action concertée d'au moins deux partenaires est plus profitable que l'action individuelle.

Glossaire

Coopération conditionnelle (<i>conditional cooperation</i>)	Situation où la coopération dépend de la réponse dont fera usage le partenaire.
Coopération forcée (<i>forced cooperation</i>)	Résultat, dans une situation semblable au dilemme du prisonnier , où un partenaire plus fort impose la coopération de son partenaire par la menace de représailles s'il ne coopère pas.
Coopération inconditionnelle (<i>unconditional cooperation</i>)	Situation où la coopération ne dépend pas d'une réponse particulière de la part du partenaire.
Cristallisation (<i>cristallization</i>)	Phase de l'acquisition du chant qui marque la fin de l'apprentissage et la forme définitive et non modifiable du chant de l'oiseau.
Détection hâtive (<i>early detection</i>)	Avantage découlant de la vie en groupe provenant de la multiplication des individus aux aguets et donc capables, d'autant plus hâtivement qu'ils sont nombreux, de détecter l'approche d'un prédateur.
Devise de conversion (<i>currency</i>)	Variable dont on suppose qu'elle soit convertible en aptitude.
Dilemme du prisonnier (<i>prisoner's dilemma</i>)	Jeu impliquant deux opposants qui peuvent chacun choisir de coopérer ou de trahir. Dans ce jeu, le bénéfice le plus élevé est obtenu par un traître qui fait face à un individu qui coopère, ce dernier obtenant alors au contraire le plus petit gain possible. Compte tenu de la tentation à trahir, la meilleure stratégie est de trahir, et ce même si la coopération mutuelle procure un gain plus élevé que la trahison mutuelle.
Dilution (<i>dilution</i>)	Une fois détecté par un prédateur, c'est la réduction par un facteur $1/N$ du risque d'être la victime pour un groupe de N individus.
Dimorphisme sexuel (<i>sexual dimorphism</i>)	Différences phénotypiques associées aux genres mâle et femelle.
Distribution idéale libre (<i>ideal free distribution</i>)	Distribution attendue d'une population d'individus sur des parcelles de ressources. Les prédictions de ce modèle sont basées sur les hypothèses que les animaux sont libres de se déplacer là où ils veulent et idéaux dans leur capacité à évaluer la valeur des alternatives disponibles.

Domaine vital (<i>home range</i>)	Ensemble de l'espace dont un individu fait usage au cours de ses activités habituelles. Excède souvent la taille du territoire .
Donnant-donnant (<i>Tit-for-Tat</i>)	Stratégie pour le jeu du dilemme du prisonnier répété qui consiste à coopérer lors de la première rencontre avec un joueur puis à utiliser la stratégie qu'il aura jouée lors de la dernière rencontre à chacune des rencontres ultérieures avec ce même joueur.
Échelle de renforcement (<i>reinforcement schedule</i>)	Contingence entre une ou des réponses et son renforcement. Le renforcement peut nécessiter un nombre de réponses (ratio) ou un intervalle de temps (intervalle) entre les réponses. L'échelle peut être variable ou fixe.
Économiquement défendable (<i>economically defendable</i>)	Se dit d'une ressource ou d'un espace lorsque les gains obtenus par son usage exclusif sont plus importants que les coûts investis pour en défendre l'accès aux autres.
Effet d'audience (<i>audience effect</i>)	Modification des signaux utilisés pendant la communication entre émetteur et récepteur(s) lorsqu'une audience est présente.
Effet de confusion (<i>confusion effect</i>)	Réduction de l'efficacité à capturer un individu parmi un groupe de proies découlant d'un accroissement de leur vitesse de mouvement et du nombre de trajectoires entrecroisées.
Effet déclencheur (<i>activation effect</i>)	Effet du à des hormones qui induisent l'expression d'un comportement.
Effet Garcia (<i>Garcia effect</i>)	Forme d'apprentissage associatif spécialisé pour l'acquisition d'une aversion alimentaire.
Effet organisateur (<i>organizational effect</i>)	Effet du à des hormones qui dirigent le développement au cours de l'ontogenèse, notamment vers la construction de structures mâles ou femelles qui affecteront ultérieurement le comportement.
Empreinte (<i>imprinting</i>)	Forme d'apprentissage caractérisé par la formation d'un attachement à un objet suite à une exposition au cours d'une période sensible .
Énergie motrice spécifique (<i>action specific energy</i>)	L'allusion à l'énergie est ici métaphorique. L'expression dénote l'intensité de la pulsion spécifique à un système comportemental donné.

Glossaire

Épigénétique (<i>epigenetics</i>)	Branche de la biologie décrivant l'ensemble des mécanismes qui affectent la façon dont l'ADN est exprimé et traduit. Les modifications (ou marques) épigénétiques sont affectées par différents facteurs environnementaux et peuvent se transmettre d'une génération à l'autre.
Épigénétisme (<i>epigeneticism</i>)	Théorie selon laquelle les caractéristiques d'un individu se construisent <i>de novo</i> à partir de structures précédentes et d'effets environnementaux pour créer des structures différentes des précédentes. Antonyme : préformationnisme .
Escalade (<i>escalation</i>)	Progression d'intensité des gestes utilisés dans une altercation.
Éthogramme (<i>ethogram</i>)	Répertoire décrivant l'ensemble des schèmes moteurs d'action fixe d'une espèce.
Extinction (<i>extinction</i>)	Phase pendant laquelle on cesse tout renforcement de sorte que la réponse ou l'association doit être désapprise.
Facilitation sociale (<i>social facilitation</i>)	Accroissement de la tendance à émettre un comportement déjà dans son répertoire lorsqu'on est en présence d'individus qui émettent déjà ce comportement.
Façonnage (<i>shaping</i>)	Procédure utilisée en conditionnement opérant et qui consiste à récompenser de plus en plus les réponses au fur et à mesure que leur forme se rapproche de la forme définitive désirée.
Faucon (<i>hawk</i>)	En théorie des jeux , stratégie dans le jeu faucon-colombe qui consiste à intensifier le combat jusqu'à la blessure.
Fonction (<i>function</i>)	Voir cause fonctionnelle .
Gabarit (<i>template</i>)	Ensemble d'éléments qu'un oisillon mémorise lorsqu'il entend le chant d'un mâle de son espèce au cours de la période sensible. Par la suite, ces éléments sont successivement intégrés au premier chant rudimentaire que l'oiseau est capable d'émettre, jusqu'à ce qu'il soit capable de reproduire le chant qui correspond au gabarit.

Gambit comportemental (<i>behavioural gambit</i>)	Pari selon lequel les mécanismes neuronaux qui produisent le comportement ont évolué pour produire le même résultat que la sélection naturelle agissant d'une génération à l'autre.
Gardiennage post-copulatoire (<i>post-copulatory mate guarding</i>)	Comportement d'un mâle qui consiste à surveiller une femelle après s'être accouplé avec elle, pour empêcher qu'un autre mâle puisse la féconder.
Génome (<i>genome</i>)	Ensemble de l'information génétique portée par un individu.
Grégaire (<i>gregarious</i>)	Se dit d'animaux qui ont tendance à se regrouper, habituellement sans structure sociale particulière. Se distingue de social qui est réservé aux regroupements plus structurés et pérennes.
Habituation (<i>habituation</i>)	Apprentissage non-associatif par lequel un individu apprend à ne plus répondre à la présentation répétée d'un même stimulus.
Haplo-diploïdie (<i>haplodiploidy</i>)	Système génétique dans lequel un sexe est diploïde alors que l'autre est haploïde.
Harem (<i>harem</i>)	Nom donné à un groupe de femelles adultes qui s'accouplent plus ou moins exclusivement avec un mâle dominant, celui-ci empêchant à tout autre mâle d'avoir accès à ces femelles.
Hiérarchie de dominance (<i>dominance hierarchy</i>)	Échelle stable de relations dominants-dominés au sein d'un groupe.
Hormones (<i>hormones</i>)	Substance chimique secrétée par une glande endocrine et qui, une fois dans le sang, exerce des effets organisateurs ou déclencheurs lorsqu'elle est captée par des cellules cibles.
Houspiller (<i>mobbing</i>)	Réponse qui consiste à harceler un animal dangereux, généralement un prédateur.
Hypothèse d'Hamilton et Zuk (<i>Hamilton-Zuk hypothesis</i>)	Application du principe du handicap à la résistance parasitaire. Selon cette hypothèse, certains caractères colorés vont être préférés car ils reflètent la résistance aux parasites et aux maladies des individus qui les possèdent.

Glossaire

Hypothèse du biais sensoriel (<i>sensory exploitation hypothesis</i>)	Hypothèse selon laquelle les individus d'un des deux sexes vont présenter un biais en faveur d'une couleur ou d'un caractère particulier, de sorte que tous les individus du sexe opposé présentant ce caractère ou cette couleur vont être préférés comparativement à ceux qui en sont dépourvus.
Hypothèse du handicap d'immunocompétence (<i>immunocompetence handicap hypothesis</i>)	Hypothèse proposée par Folstad et Karter, selon laquelle certains caractères sont préférés car ils reflètent la qualité du système immunitaire des individus qui les possèdent.
Idéal (<i>ideal</i>)	Voir Distribution idéale libre .
Image de recherche (<i>search image</i>)	Acquisition d'une capacité accrue à détecter une proie cryptique suite à des détections répétées de cette proie.
Imitation (<i>mate-choice copying</i>)	Premier sens : mécanisme de choix de partenaire non-indépendant, qui résulte en une augmentation de la probabilité qu'une femelle préfère un mâle particulier après que ce dernier ait été choisi par une autre femelle.
Imitation (<i>true imitation</i>)	Deuxième sens : forme d'apprentissage social qui consiste à apprendre une nouvelle technique à partir de l'observation de la démonstration répétée d'un tuteur.
Indice (<i>cue</i>)	Objet, structure ou comportement qui procure une information par inadvertance.
Indice social (<i>social cue</i>)	Indice provenant d'un autre animal, habituellement <i>via</i> son comportement.
Indice social continu (<i>continuous social cue</i>)	Indice social dont l'intensité peut varier de manière continue.
Indice social discret (<i>discrete social cue</i>)	Indice social dont l'intensité ne peut prendre que des valeurs discrètes, ici ou là, présent ou absent.
Indiscrétion (<i>eavesdropping</i>)	Exploitation par un tiers de la communication entre un émetteur et un ou des récepteurs.
Information publique (<i>public information</i>)	Forme d' information sociale obtenue à partir d'un indice social continu .
Information sociale (<i>social information</i>)	Information qui est obtenue par un indice social, c'est-à-dire un événement qui découle du comportement d'un autre individu de la même espèce ou non.

Instinct (<i>Instinct</i>)	Répertoire fonctionnel de comportements, comme par exemple les comportements sexuels, les comportements agressifs, sexuels, etc.
Investissement reproductif (<i>reproductive investment</i>)	Quantité d'énergie dépensée pour produire des descendants, impliquant l'énergie allouée à la production des gamètes et l'investissement dans les soins parentaux .
Lek (<i>lek</i>)	Endroit dépourvu de ressources où des mâles se rassemblent pour effectuer des parades nuptiales.
Libre (<i>free</i>)	Voir Distribution idéale libre .
Loi de l'effet (<i>law of effect</i>)	La probabilité d'émission d'un comportement est affectée par sa conséquence : une conséquence agréable augmente la probabilité de son émission alors qu'une conséquence déplaisante a l'effet contraire.
Lordose (<i>lordosis</i>)	Position de copulation de la femelle du rat.
Manipulation (<i>manipulation</i>)	Communication dans laquelle le signal induit un changement de comportement du récepteur qui défavorise le récepteur tout en favorisant l'émetteur.
Manipulation parasitaire (<i>parasitic manipulation</i>)	Changements induits par la présence d'un parasite qui augmente les chances de survie de ce dernier au détriment de celles de son hôte.
Matrice des gains (<i>payoff matrix</i>)	En théorie des jeux , c'est le tableau qui décrit dans chaque cellule, le gain obtenu par une stratégie (en ligne) combattant une alternative (en colonne)
Mimétisme Batésien (<i>batesian mimicry</i>)	Espèce comestible dont l'apparence ressemble à une espèce toxique.
Monogamie (<i>monogamy</i>)	Régime d'appariement impliquant des relations entre un mâle et une femelle et où les soins parentaux sont le plus souvent partagés entre les deux membres du couple.
Motivation (<i>motivation</i>)	Domaine de l'éthologie qui étudie comment l'interaction entre les stimuli du monde externe et l'état physiologique de l'animal se conjuguent pour produire des séquences comportementales cohérentes.
Mutation (<i>mutation</i>)	Modification aléatoire du matériel génétique.

Glossaire

Mutualisme (<i>mutualism</i>)	Voir Mutualisme conditionnel .
Mutualisme conditionnel (<i>conditional mutualism</i>)	Coopération lorsque cette option est la plus profitable aux deux partenaires mais qui nécessite néanmoins une réponse appropriée du partenaire.
Néophobie (<i>neophobia</i>)	Crainte et refus d'approcher des objets et d'affronter des situations nouvelles.
Népotisme altruiste (<i>altruistic nepotism</i>)	Altruisme destiné uniquement aux membres de la famille et de la parentèle.
Neurone (<i>neuron</i>)	Cellule spécialisée dans la transmission d'une impulsion électrique et qui est l'unité fondamentale de tous les systèmes nerveux.
Œstrus (<i>œstrus</i>)	Période de fécondité des femelles mammifères.
Parcelle (<i>patch</i>)	Agrégation dans l'espace ou le temps d'une ressource de sorte qu'il existe des espaces ou des intervalles sans ressources.
Période critique (<i>critical period</i>)	Période clairement délimitée et inchangeable au cours de l'embryogénèse pendant laquelle le développement est temporairement sensible à l'influence d'un facteur. On préfère le terme période sensible pour ces périodes dans le développement du comportement.
Période sensible (<i>sensitive period</i>)	Période de sensibilité temporaire à des effets de l'environnement au cours de l'ontogénèse. On évite le terme période critique car en comportement, cette fenêtre sensible est moins définie, souvent déplaçable et l'effet est souvent modifiable ultérieurement.
Phase sensori-motrice (<i>sensorimotor phase</i>)	Phase de l'apprentissage du chant de l'oiseau pendant laquelle l'individu ajuste son chant en le comparant à son gabarit .
Phéromone (<i>pheromone</i>)	Produit d'une glande exocrine dont la réception affecte le comportement d'un récepteur de la même espèce que l'émetteur.
Polyandrie (<i>polyandry</i>)	Régime d'appariement où chaque mâle ne féconde qu'une seule femelle alors que les femelles peuvent être fécondées par plusieurs mâles.

Polygynandrie (<i>polygynandry</i>)	Régime d'appariement également appelé promiscuité sexuelle où chaque mâle féconde plusieurs femelles et chaque femelle se laisse féconder par plusieurs mâles.
Polygynie (<i>polygyny</i>)	Régime d'appariement où chaque femelle n'est fécondée que par un seul mâle alors que les mâles peuvent féconder plusieurs femelles.
Polygynie basée sur la monopolisation des femelles (<i>female defense polygyny</i>)	Ce type de polygynie, également appelée polygynie de harem, se produit lorsque les femelles vivent en groupes, pour des raisons qui ne sont pas liées à la reproduction.
Polygynie basée sur la monopolisation des ressources (<i>resource defense polygyny</i>)	Ce type de polygynie se produit lorsque les femelles sont à l'affût de ressources qui sont cruciales pour la reproduction.
Polygynie de lek (<i>lek polygyny</i>)	Ce type de polygynie se produit lorsque les femelles ne sont pas regroupées et que l'investissement des mâles est limité exclusivement à l'insémination des femelles.
Préférence partielle (<i>partial preference</i>)	Choix occasionnel d'une proie qui selon le modèle de proies devrait normalement être toujours ou jamais acceptable.
Préformationnisme (<i>preformationism</i>)	Théorie selon laquelle toutes les caractéristiques d'un individu sont présentes à la conception de sorte que l'ontogénèse n'est que la croissance de ces traits. Antonyme : épigénétisme .
Principe d'invariance (<i>invariance principle</i>)	Principe selon lequel un stimulus signal demeure efficace, quelles que soient son orientation ou sa taille, tant que ses configurations statiques ou dynamiques sont respectées.
Principe du handicap (<i>handicap principle</i>)	Principe permettant d'expliquer les préférences pour des caractères qui sont coûteux et donc a priori néfastes pour leurs porteurs.
Processus d'adaptation (<i>adaptation process</i>)	Processus graduel d'ajustement des caractéristiques des organismes d'une génération à l'autre sous l'effet de la sélection naturelle .
Processus d'emballement (<i>runaway process</i>)	Co-évolution entre un caractère phénotypique chez un sexe et la préférence pour ce caractère chez l'autre sexe. Ce processus requiert qu'à la fois le caractère phénotypique et la préférence soient héritables.

Glossaire

Psychologie comparée (<i>comparative psychology</i>)	Étude du comportement animal, notamment de l'apprentissage, pratiqué surtout aux États-Unis et dont l'objectif est de comparer les caractéristiques des animaux entre eux et avec l'humain.
Rang de dominance (<i>dominance rank</i>)	Rang qu'occupe un individu dans la hiérarchie de dominance d'un groupe.
Réciprocité (<i>reciprocity</i>)	Voir Altruisme réciproque .
Reconnaissance allélique (<i>allele recognition or « green beard » effect</i>)	Un des quatre systèmes de reconnaissance de la parentèle. Aussi appelé « effet barbe verte », car la reconnaissance de la parentèle est fondée sur la manifestation phénotypique des allèles partagés par les individus apparentés.
Reconnaissance par association (<i>recognition by association</i>)	Un des quatre systèmes de reconnaissance de la parentèle. Les individus porteurs d'un signal appris au cours de l'ontogenèse sont assimilés à de la parentèle.
Reconnaissance par comparaison (<i>recognition by phenotype matching</i>)	Un des quatre systèmes de reconnaissance de la parentèle. L'apparentement est établi en fonction du degré de recouvrement entre un signal référence appris au cours de l'ontogénèse et le signal porté par un individu donné.
Reconnaissance spatiale (<i>recognition by location</i>)	Un des quatre systèmes de reconnaissance de la parentèle. Les individus associés à un endroit particulier sont assimilés à de la parentèle.
Règle de Hamilton (<i>Hamilton's rule</i>)	La règle $r B - C > 0$ de Bill Hamilton permet d'établir si un acte altruiste qui impose à l'acteur un coût C mais procure le bénéfice B au récipiendaire avec un coeffic- ient d'apparentement r peut se répandre par sélection de parentèle .
Réplicateur (<i>replicator</i>)	Toute unité capable d'auto-réplication.
Ressource (<i>resource</i>)	Denrée consommable, élément exploitable, produit ou service généré par l'effort d'un autre et dont l'usage en réduit l'utilité.
Risque alimentaire (<i>foraging risk</i>)	Incertitude associée à la taille, la qualité ou la disponibilité d'une ressource alimentaire.
Schème moteur d'action fixe (<i>fixed action pattern</i>)	Acte moteur reconnaissable du fait que chaque exécution demeure plus ou moins inchangée.

Sélection condition-dépendante (<i>condition-dependent selection</i>)	Processus qui agit lorsque le gain d'une stratégie est limité par la condition phénotypique. Elle permet à une stratégie alternative moins payante de persister dans la mesure où c'est la moins pire des alternatives pour cet individu.
Sélection de groupe (<i>group selection</i>)	Processus de tri favorisant les groupes qui résistent le mieux à l'extinction.
Sélection de parentèle (<i>kin selection</i>)	Processus de tri agissant au niveau du gène qui tient compte de l'aptitude de l'ensemble des individus qui partagent ce gène par descendance : la parentèle.
Sélection fréquence-dépendante (<i>frequency-dependent selection</i>)	Processus par lequel des stratégies alternatives sont maintenues dans la population à des fréquences qui leur procurent des bénéfices identiques.
Sélection intersexuelle (<i>intersexual selection</i>)	Processus de tri fondé sur l'accès différentiel aux partenaires sexuels des membres d'un sexe (habituellement les mâles) résultant des préférences des individus de l'autre sexe (habituellement les femelles).
Sélection intra-sexuelle (<i>intrasexual selection</i>)	Processus de tri entre variants phénotypiques des individus d'un même sexe en fonction de leur capacité à accéder aux partenaires sexuels.
Sélection naturelle (<i>natural selection</i>)	Processus de tri entre variants phénotypiques en fonction de leur capacité à survivre et produire une descendance féconde.
Sélection sexuelle (<i>sexual selection</i>)	Processus de tri de variants phénotypiques à partir de leur accès différentiel aux partenaires sexuels menant aux caractères sexuels secondaires .
Sensibilisation (<i>sensitisation</i>)	Apprentissage non-associatif qui se manifeste par une amplification de la réponse initiale d'un animal à un stimulus légèrement aversif, lorsque ce stimulus est présenté plusieurs fois consécutivement.
Seuil de polygynie (<i>polygyny threshold</i>)	Différence minimale de qualité entre les territoires de deux mâles pour qu'il soit plus profitable à une femelle d'être polygyne avec un mâle possédant le meilleur territoire que monogame avec le mâle possédant le territoire de moindre qualité.

Glossaire

Sex-ratio (<i>sex-ratio</i>)	Rapport entre le nombre de mâles et le nombre de femelles.
Signal (<i>signal</i>)	Objet, structure, pattern, son, odeur ou posture qui a évolué dans le but de modifier le comportement du récepteur à l'avantage de l'émetteur.
Signal continu (<i>continuous signal</i>)	Signal capable de varier en intensité de manière continue.
Signal discret (<i>discrete signal</i>)	Signal qui ne peut adopter que des formes discrètes du genre oui ou non, ouvert ou fermé.
Signal honnête (<i>honest signal</i>)	Signal dont l'information est exacte du fait que la contrefaçon est impossible.
Soins parentaux (<i>parental care</i>)	Définissent l'ensemble des comportements que l'un ou les deux parents effectuent pour améliorer la viabilité de leurs descendants.
Sommation hétérogène (loi de) (<i>law of heterogeneous summation</i>)	Effet additif des multiples stimuli signaux d'un objet.
Sonagramme (<i>sonagram</i>)	Représentation graphique d'un son avec la fréquence en ordonnée et le temps en abscisse.
Spécialisation cognitive (générale) (<i>cognitive specialization : general intelligence</i>)	Première forme : Accroissement général de la capacité cognitive d'une espèce à résoudre un problème particulier quel qu'en soit le contexte.
Spécialisation cognitive (modulaire) (<i>cognitive specialization : modular intelligence</i>)	Deuxième forme : cette capacité n'est présente que dans le contexte spécialisé pour lequel elle a évolué.
Stimulus signal (<i>sign-stimulus</i>)	Élément essentiel d'un stimulus pour qu'il déclenche un comportement complet.
Stimulus supranormal (<i>supranormal stimulus</i>)	Stimulus anormal qui engendre une réaction démesurée obtenu soit en exagérant l'intensité d'un stimulus signe de l'objet ou en formant des combinaisons nouvelles de stimuli signaux dans le même objet.

Stratégie alternative (<i>alternative strategy</i>)	Stratégie souvent moins payante mais qui sert à contourner un obstacle à l'usage d'une autre stratégie plus efficace.
Stratégie évolutivement stable (SÉS) (<i>evolutionarily stable strategy ESS</i>)	En théorie des jeux évolutifs, stratégie qui une fois répandue dans une population ne peut permettre à aucune alternative de s'y propager.
Stratégie satellite (<i>satellite strategy</i>)	Stratégie alternative qui est tolérée par l'individu dominant dans la mesure où elle lui apporte aussi des gains. Par opposition à stratégie sournoise .
Stratégie sournoise (<i>sneaker strategy</i>)	Stratégie alternative qui consiste à se dissimuler d'un individu dominant dans le but d'obtenir sournoisement les ressources qu'il génère. Par opposition à stratégie satellite .
Submissive (<i>submissive</i>)	Qualité qui consiste à se soumettre à la domination d'un autre.
Substance d'alarme (<i>alarm substance</i>)	Indice issu des tissus endommagés d'un individu victime de préation et dont la détection ultérieure informe de la présence d'un prédateur.
Syrinx (<i>syrinx</i>)	Structure anatomique de l'oiseau chanteur qui lui permet de former les sons un peu comme le larynx chez l'humain.
Taille de territoire optimale (<i>optimal territory size</i>)	Surface d'un territoire qui maximise les gains de l'exclusivité en minimisant les coûts investis pour en défendre l'accès.
Taux de récolte énergétique (<i>feeding intake rate</i>)	Quantité d'énergie consommée par unité de temps passé en approvisionnement.
Territoire (<i>territory</i>)	Espace défendu par un individu ou un groupe d'individus pour en obtenir un usage exclusif.
Territoire d'alimentation (<i>feeding territory</i>)	Espace défendu qui sert uniquement aux activités d'alimentation.
Territoire de reproduction (<i>mating territory</i>)	Espace défendu qui sert uniquement aux activités de reproduction.
Territoire de sommeil (<i>roosting territory</i>)	Espace défendu qui sert uniquement au sommeil.

Glossaire

Testostérone (<i>testosterone</i>)	Hormone stéroïde mâle.
Théorème de la valeur marginale (<i>marginal value theorem</i>)	Modèle d'optimisation qui prédit le temps optimal d'exploitation d'une parcelle en fonction à la fois du temps nécessaire à trouver les parcelles et de leur qualité moyenne.
Théorie des jeux (<i>game theory</i>)	Branche des mathématiques qui sert à résoudre des problèmes où les bénéfices d'une stratégie dépendent de la fréquence des stratégies qu'elle affronte dans la population.
Transduction sensorielle (<i>sensory transduction</i>)	Transformation de la stimulation par une force physique (électromagnétique, sonore, chimique) en impulsion nerveuse.
Troupeau égoïste (<i>selfish herd</i>)	Hypothèse de Bill Hamilton selon laquelle les groupes sont les résultats d'individus qui tentent de se protéger des prédateurs en plaçant un congénère entre lui et le prédateur.
Umwelt (<i>umwelt</i>)	Monde sensoriel dans lequel est captive chaque espèce animale du fait des particularités de ses sensibilités propres.
Valeur marginale (<i>marginal value</i>)	Taux de récolte obtenu en investissant le temps moyen de recherche pour trouver une parcelle de qualité moyenne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Chapitre 1

- [1] ROMANES G., *Animal Intelligence*, D. Appleton and Company, New York, 1892.
- [2] LORENZ K., *L'Aggression, une histoire naturelle du mal*, Flammarion, Paris, 1969.
- [3] LORENZ K., *Il parlait avec les mammifères, les oiseaux et les poissons*, Flammarion, Paris, 1970.
- [4] LORENZ K., *L'Année de l'oie cendrée*, Stock, Paris, 1978.
- [5] TINBERGEN N., *The Study of Instinct*, Oxford University Press, Oxford, 1951.
- [6] TINBERGEN N., *On Aims and Methods of Ethology*, Zeitschrift fur Tierpsychologie, 1963, 20 : 410-433.
- [7] WILSON E.O., *Sociobiology: The New Synthesis*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, États-Unis, 1975.
- [8] DAWKINS R., *Le Gène égoïste*, Odile Jacob, Paris, 2003.
- [9] KREBS J.R., DAVIES N.B., *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, Sinauer Associates, Sunderland, 1978.
- [10] DANCHIN É., GIRALDEAU L.-A., CÉZILLY F., *Écologie comportementale : coûts et questions de réflexion*, Dunod, Paris, 2005.
- [11] TINBERGEN N., dans *Animal Behavior*, dirigé par Eisner T. et Wilson E.O., 1975, Readings from Scientific American, W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1960.
- [12] WILLIAMS G., *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, 1966.
- [13] GOODSON J.L., WANG Y., « *Valence-sensitive neurons exhibit divergent functional profiles in gregarious and asocial species* », 2006, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, doi10.1073/pnas.0606278103.

Chapitre 2

- [1] ALCOCK J., *Animal Behavior, An Evolutionary Approach*, 6th Edition, Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, États-Unis, 1998.
- [2] GOUYON P.-H., HENRY J.-P., ARNOULD J., *Les Avatars du gène. La Théorie néodarwinienne de l'évolution*, Belin, Paris, 1997.
- [3] DAWKINS R., *Le Gène égoïste*, Odile Jacob, Paris, 2003.
- [4] SZATMÁRY E., MAYNARD SMITH J., *The Major Evolutionary Transitions*, 1995, *Nature* 374 : 227-232.

Références bibliographiques

- [5] GOULD S.J., LEWONTIN R.C., « *The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm : a critique of the adaptationist programme* », 1979, Proceedings of The Royal Society of London, Series B, Vol. 205 : 581-598.
- [6] WYNNE-EDWARDS V.C., *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver et Boyd, Édimbourg, 1962.

Chapitre 3

- [1] TINBERGEN N., *The Study of Instinct*, Oxford University Press, 1951.
- [2] IBID.
- [3] KELLEY D.B., « *Vocal communication in frogs* », 2004, *Current Opinions in Neurobiology* 14 : 751-757.
- [4] NARINS P.M., HODL W., GRABUL D.S., *Bimodal Signal Requisite for Agonistic Behavior in a Dart-Poison Frog*, *Epipedobates femoralis*, 2003, Proc Natl Acad Sci USA 100, pp. 577-580.
- [5] BAERENDS G.P., KRUIJT J.P., *Stimulus Selection, in Constraints on Learning : Limitations and Predispositions*, Hinde R.A. & J. Stevenson-Hinde eds., pp. 23-50, Academic Press, Londres, 1973.
- [6] TRAINOR et BASOLO, *Animal Behaviour*, 2006, 71 : 135-140.
- [7] BOLHUIS J.J., Giraldeau L.-A., *The Behavior of Animals : Mechanisms, Function and Evolution*, Blackwell Publishing, Oxford, 2005.
- [8] BAERENDS *et al.*, « Ethological studies on Lebistes reticulatus (Peters), I An analysis of the male courtship patterns », 1955, *Behaviour* 8, 249-334.

Chapitre 4

- [1] GOTTLIEB G., « Probabilistic epigenesis », 2007, *Developmental Science* 10 : 1-11.
- [2] ALCOCK J., *Animal Behavior, An Evolutionary Approach*, 6th Edition, Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, États-Unis, 1998.
- [3] CLARK M., VONK J.M. et GALEF Jr. B.G., « Intrauterine position, parenting and nest site attachment in male mongolian gerbils », 1998, *Developmental Psychobiology* 32 : 177-181.
- [4] CLARK M. et GALEF Jr. B.G., 1995, *Trends in Ecology and Evolution* 10 : 151-153.
- [5] EISING C.M., MÜLLER W. et GROOTHUIS T.G.G., « Avian mothers create different phenotypes by hormone deposition in their eggs », 2006, *Biology Letters* 2 : 20-22.
- [6] HORN G., « Visual imprinting and the neural mechanisms of recognition memory », 1998, *Trends in Neuroscience* 21 : 300-305.
- [7] BOLHUIS J.J. et HONEY H.C., « Imprinting, learning and development : from behaviour to brain and back », 1998, *Trends in Neuroscience* 21 : 306-311.

Chapitre 5

- [1] CAREW T.J., PINSKER H. et KANDEL E.R., « Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in *aplysia* », 1972, *Science*, 175, 451-454.
- [2] GROVES P.M et THOMPSON R.F., « Habituation : A dual-process theory », 1970, *Psychological Review* 77 : 419-450.
- [3] DELIUS, J.D. 1983. LEARNING dans ABS(dir). *Physiology and Behaviour of the Pigeon*, Academic Press, London.

- [4] FLAHERTY C.F., *Animal Learning and Cognition*, Alfred A. Knopf, New York, 1985.
- [5] PIETRIEWICZ A.T. et KAMIL A.C., « Search images and the detection of cryptic prey : An operant approach », dans Kamil A.C. et Sargent T.D. (dir), *Foraging Behavior : Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*, pp. 311-331, Garland STMP Press, New York, 1981.
- [6] SHETTLEWORTH S.J., *Cognition, Evolution, and Behavior*, Oxford University Press, New York, 1998.
- [7] DRAPIER M., ADDESI E. et VISALBERGHI E., « The response of tufted capuchin monkeys (*Cebus paella*) to foods flavored with familiar and novel odor », 2003, *International Journal of Primatology*, 24 : 295-315.
- [8] WHITEN A., « Imitation of the sequential structure of actions by chimpanzees (*Pan troglodytes*) », 1998, *Journal of Comparative Psychology* 112 : 270-281.

Chapitre 6

- [1] WELTY, *The Life of Birds*, WB Saunders, New York, 1963.
- [2] MACARTHUR R.H. et PIANKA E.R., « On the optimal use of a patchy environment », 1966, *American Naturalist* 100 : 603-609.
- [3] SIH A. et CHRISTENSEN B., « Optimal diet theory : when does it work, and when and why does it fail? », 2001, *Animal Behaviour*, 61 : 379-390.
- [4] CAYFORD J.T. et GOSS CUSTARD J.D., « Seasonal changes in the size selection of mussels, *Mytilus edulis*, by oystercatchers, *Haematopus ostralegus*: an optimality approach », 1990, *Animal Behaviour*, 40 : 609-624.
- [5] GETTY T., « The discriminating babbler meets the optimal diet hawk », 2002, *Animal Behaviour*, 63 : 397-402.
- [6] DUNBAR R.I.M., BUCKLAND D. et D. MILLER D., « Mating strategies of male feral goats: a problem in optimal foraging », 1990, *Animal Behaviour*, 40 : 653-667.
- [7] CHARNOV E., « Optimal foraging : the marginal value theorem », 1976, *Theoretical Population Biology*, 9 : 129-136.
- [8] KREBS J.R. et DAVIES N.B., *An Introduction to Behavioural Ecology*, 2^e éd., Sinauer Associates Inc, Sunderland, États-Unis, 1987.
- [9] HUBBARD S.F. et COOK R.M., « Optimal foraging by parasitoid wasps », 1978, *Journal of Animal Ecology*, 47 : 593-604.
- [10] ABRAHAMS P., « State dependent behavior and the Marginal Value Theorem », 2001, *Behavioral Ecology*, 12 : 71-83.
- [11] MILINSKI M., « An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks », 1979, *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 51 : 36-40.
- [12] DANCHIN É., GIRALDEAU L.-A. et CÉZILLY F., *Écologie comportementale*, Dunod, Paris, 2005.

Chapitre 7

- [1] LORENZ K., *L'Agression, une histoire naturelle du mal*, Flammarion, Paris, 1969, p. 123.
- [2] LORENZ K., *ibid.*, page 40.

Références bibliographiques

- [3] MAYNARD SMITH J. et PRICE J.R., « The logic of animal conflict », 1973, *Nature*, 246 : 15-18.
- [4] BROWN J.L., « The evolution of diversity in avian territorial system », 1964, *Wilson Bulletin*, 76 : 160-169.
- [5] WEATHERHEAD P.J., « 2 principal strategies in avian communal roosts », 1983, *The American Naturalist*, 121 : 237-243.
- [6] MAYNARD SMITH J. et Parker G.A., « The logic of asymmetric contests », 1976, *Animal Behaviour* 24 : 159-175.
- [7] CARPENTER F.L. et MACMILLEN R.E., « Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper », 1976, *Science*, 194 : 639-642.
- [8] BARNARD C.J., *Animal Behavior: Mechanism, Development, Function and Evolution*, Pearson Education, Harlow, Royaume-Uni, 1994.
- [9] GRAND T.C et GRANT J.W.A., « Spatial predictability of food influences its monopolization and defense by juvenile convict cichlids », 1994, *Animal Behaviour*, 47 : 91-100.
- [10] KRUPA J.J., « Alternative mating strategies in the great plains toad », 1989, *Animal Behaviour*, 37 : 1035-1043.
- [11] DAVIES N.B. et HOUSTON A.I., « Owners and satellites : the economic of territory defense in the pied wagtail, *Motacilla alba* », 1981, *Journal of Animal Ecology*, 50 : 157-180.

Chapitre 8

- [1] FISHER R.A., *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford, 1930.
- [2] ZAHAVI A., « Mate selection – a selection for a handicap », 1975, *Journal of Theoretical Biology*, 53 : 205-214.
- [3] HAMILTON W.D. et ZUK M., « Heritable true fitness and bright birds. A role for parasites? », 1982, *Science*, 218 : 384-387.
- [4] MOLLER A.P. et DE LOPE F., « Differential costs of a secondary sexual character : an experimental test of the handicap principle », 1994, *Evolution*, 48 : 1676-1683.
- [5] MOLLER A.P., « Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*) : A test of the Hamilton and Zuk hypothesis », 1990, *Evolution*, 44 : 771-784.
- [6] FOLSTAD I. et KARTER A.J., « Parasites, bright males and the immunocompetence handicap », 1992, *American Naturalist*, 139 : 603-622.
- [7] TRIVERS R.L., « Parent-offspring conflict », 1974, *The American Zoologist*, 14 : 249-264.

Chapitre 9

- [1] BYRNE R.W. et WHITEN A., 1992. Cognitive evolution in primates : Evidence from tactical deception. *Man New Series*, 27 : 609-627.
- [2] BOOGERT N., GIRALDEAU L.-A. et LEFEBVRE L., « Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males », 2008, *Animal Behaviour*, 76 : 1735-1741.
- [3] CUMMINGS M.A., ROSENTHAL G.G. et RYAN M.J., « A private ultraviolet channel in visual communication », 2003, *Proceedings of the Royal Society, London B* 270, 897-904.
- [4] CUMMINGS *et al.*, 2003, *ibid.*
- [5] LORENZ K., *L'Aggression, une histoire naturelle du mal*, Flammarion, Paris, 1969, p. 107.

- [6] MCFARLAND D., *Animal Behaviour*, 2^e éd., Longman Scientific and Technical Harlow, Royaume-Uni, 1993, p. 415.
- [7] TINBERGEN N., *The Study of Instinct*, Oxford University Press, 1951.

Chapitre 10

- [1] PACKER C., « Reciprocal altruism in *Papio anubis* », 1997, *Nature*, 296 : 740-742.
- [2] SHERMAN P.W., « Nepotism and the evolution of alarm calls », 1977, *Science*, 197 : 1246-1253.
- [3] EMLEN S.T., « Predicting family dynamics in social vertebrates », 1997, in *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach* (Krebs J.R. et Davies N.B. dir), Blackwell Scientific, Oxford, Royaume-Uni, pp. 228-253.
- [4] ARON S. et PASSERA L., *Les Sociétés animales : évolution de la coopération et organisation sociale*, De Boeck Université, 2000.
- [5] GREENBERG L., « Kin recognition in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* », 1988, *Behavior Genetics*, 18 : 425-438.
- [6] MILINSKI M., « TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation », 1987, *Nature*, 325 : 433-435.
- [7] TRIVERS R.L., « The evolution of reciprocal altruism », 1971, *Quarterly Review of Biology*, 46 : 35-57.

INDEX

A

- accentuation
 - de l'objet 73
 - locale 73
- acquis 33
- acte consommatoire 30
- activité de substitution 184
- adaptation 88
 - évolutive *Voir* adaptation physiologique *Voir* adaptation
- ADN 36, 84
- Aethia pusila* 158
- agression 123
- agrion 153
- altruisme 194
 - réciproque 195
- anisogamie 146
- anthropomorphisme 3
- aplysie 58
- apprentissage 56
 - associatif 58
 - non-associatif 58
- approche hypothético-déductive 7
- aptitude inclusive 95, 199
- Archocentrus nigrofasciatus* 136
- auxiliaire 93, 201
- aversion alimentaire *Voir* effet Garcia
- Axelrod (A.) 207
- axone 19

B

- babouin 195
- Balda (R.) 70
- Bateman (A.J.) 146
- Batesien 108
- béhaviorisme 3
- bergeronnette grise 138

boîte

- de Skinner *Voir* boîte opérante opérante 62
- Bombyx mori* 152, 187
- bruant
 - à couronne blanche 49
 - des marais 50
- Bufo cognatus* 138

C

- campagnol de Pennsylvanie 151
- Camponotus saundersi* 203
- Canis mesomelas* 201
- canon de Morgan 3
- capucin javanais 48
- caractère sexuel primaire 147
- caroténoïde 157
- cassenoix d'Amérique 69
- cause
 - fonctionnelle 11
 - ontogénétique 9
 - phylogénétique 9
 - proximale 8, 17
- Cebus appela* *Voir* sapajou de Guyane
- cerf élaphe 124
- Ceriagrion tenellum* 153
- chacal à chabraise 201
- chant 49
- chimoréception 19
- Chlorocebus aethiops* 211
- choix cryptique 153
- chromatophore 188
- chromosome 38
- chronobiologie 27
- Cichlasoma nigrofasciatum* 137
- circadien 27
- circalunaire 27

Index

circannuel 27
coalition 131
coefficient d'apparentement 200
coercition 211
cognition 68
colvert 44
communication privé 179
compétition spermatique 152
comportement
 homologue 9
conditionnement opérant 63
coopération 194
 conditionnelle 194
 forcée 211
 inconditionnelle 194
coq bankiva 73
Craig (W.) 4
crapaud des steppes 138
cristallisation 51
Crocuta crocus Voir hyène tachetée
Curio (E.) 73
Cyanocitta cristata Voir geai bleu

D

Daphnia magna Voir daphnie
daphnie 118
Darwin (Ch.) 2, 85
Davies (N.) 7
Dawkins (R.) 7
dendrite 19
Descartes (R.) 2
détection hâtive 198
devise de conversion 104
diamant mandarin 48, 177
dilemme du prisonnier 206
dilution 197
dimorphisme sexuel 95, 148
distribution idéale libre 116
domaine vital 132
dominance 130
donnant-donnant 208
Doutrelant (Cl.) 179
Drosophila melanogaster 146
Dugatkin (L.A.) 159

E

échelle de renforcement 63

écologie comportementale 6, 7
effet
 barbe verte 206
 de confusion 198
 déclencheur 40
 Garcia 67
 organisateur 38
Elton (Ch.) 6
Emlen (S.) 203
empreinte 43
 filiale 43
 sexuelle 43, 47
épigénétisme 34
épinoche 22, 118
 à trois épines 209
Erithacus rubecula Voir rouge-gorge
escalade 124
éthogramme 30
éthologie
 appliquée 6
 cognitive 6
étourneau 114
 sansonnet 49
évaluateur 129
exploitation sensorielle. 182
extinction 64

F

facilitation sociale 76
facteur de détermination testiculaire 38
faucon-colombe 126
FDT Voir facteur de détermination
 testiculaire
Fisher (Sir R.) 85, 149, 155
Fodor (A.) 69
Folstad (?) 157
fourmi
 de feu 206
 kamikaze 203
Fringilla coelebs Voir pinson des arbres
Frisch (K. von) 5

G

gabarit 50
Gallus gallus spadiceus Voir coq bankiva
Garcia (J.) 66

Gasterosteus aculeatus 209

Voir épinoche

geai bleu 72

gène 84

généraliste 66

génome 36

génotype 33

gerboise 40

girelle à tête bleue 152

Godin (J.-G.) 159

goéland argenté 24

Gould (S.J.) 88

grenouille léopard australe 29

guêpier à front blanc 201

H

habituation 58

Hamilton (W.) 6, 93, 156, 199

hamster 68

haplo-diploïdie 203

harem 151

Heliconius 153

héritabilité 34

Heterocephalus glaber *Voir* rat taupe

hiérarchie

de dominance 130

despotique 131

hirondelle rustique 156

Hirundo rustica 156

horloge biologique 27

hormones 28

Huxley (J.) 8

hyène tachetée 73

Hyla rosenbergi *Voir* rainette de Rosenberg

Hylobittacus apicalis 154

hypothèse

d'Hamilton et Zuk 155

du biais sensoriel 155

du handicap d'immunocompétence 155

I

illusion d'optique 21

image de recherche 71

imitation 76

indicateur 172

indice 170

social

continu 182

discret 181

indiscrétion 178

information 170

publique 182

sociale 72, 182

inhibition latérale 21

inné 33

instinct 30

investissement reproductif 148

J

jeu

pierre-feuille-ciseaux 141

répété du dilemme du prisonnier 207

Junco ardoisé 29

Junco hyemalis *Voir* junco ardoisé

K

Kacelnik (A.) 114

Kamil (A.) 70

Kandel (E.) 57

Karter (?) 157

Kaspar Hauser 43

Krebs (J.) 7, 70

L

Lack (D.) 6, 22

Lamarck (P.A. de Monet, chevalier de) 85

Larus argentatus *Voir* goéland argenté

Lasioglossum zephyrum 204

lek 154

leurre 22

Lewontin (R.) 88

lion 195

liwi rouge 135

Lonchura leucogastroides *Voir* capucin

javanais

lordose 38

Lorenz (K.) 4

luciole 176

M

Macaca

mulatta 211

radiata *Voir* macaque à bonnet

Index

- macaque
à bonnet 22
rhésus 211
- MacArthur (R.) 7, 103
- Malurus cyaneus* 211
- manipulation 173
- Marler (P.) 49
- Maynard Smith (J.) 125
- mécanoréception 19
- Melospiza georgiana* 50
- membrane nictitante 64
- mème 84
- mémoire spatiale 69
- menace 123
- mérion superbe 211
- merle noir 73
- Merops bullockoides* 201
- mésange
à tête noire 69
charbonnière 71
noire 71
- Microtus pennsylvanicus* 151
- Milinski (M.) 118
- mimétisme Batesien 175
- modularité 68
- Møller (A.) 156
- monarque 175
- monogamie 159
- Morgan (C.L.) 3
- Morgenstern (O.) 125
- Motacilla alba* 138
- motivation 30
- mouche scorpion 154
- mouette rieuse 41
- mouvement d'intention 183
- mutation 86
- mutualisme 194
conditionnel 195
- N**
- néophobie alimentaire 66
- népotisme 200
altruiste 195
- Neumann (J. von) 125
- neuro-éthologie 6
- neurone 19
- nocieption 19
- Nonacs (P.) 115
- Nucifraga columbiana* Voir cassenoix d'Amérique
- O**
- oie cendrée 43
- ontogenèse 33
probabiliste 36
- opportuniste 66
- optimisation 103
- Orians (H.) 160
- P**
- Packer (?) 195
- Panthera leo* 195
- Papio anubis* 195
- paradoxe des leks 162
- parcelle 109
- Parker (G.) 112
- Parus*
ater Voir mésange noire
major Voir mésange charbonnière
- Pavlov (I.) 3
- période
critique 46
sensible 46
- phase
de mémorisation 50
sensori-motrice 50
- phénotype 33, 34
- phéromone 187
- Photinus* 176
- photoréception 19
- Photuris* 176
- Pianka (E.) 103
- pigeon 72
- pinson des arbres 49
- plasticité comportementale 103
- Poecile atricapillus* Voir mésange à tête noire
- polyandrie 162
- polygynandrie 162
- polygynie 151, 160
- Pomatoschistus minutus* 154
- Porphyrio porphyrio* Voir Porphyron bleu
- porte-épée 24
- posture de compromis 183

préformationnisme 34

principe

d'invariance 22

de Bateman 146

de Trivers 147

du handicap 155

processus

d'adaptation *Voir* adaptation

d'emballement 155

Pseudacris regilla *Voir* rainette du Pacifique

psychologie comparée 2

R

rainette

de Rosenberg 124

du Pacifique 21

Rana sphenocephala *Voir* grenouille léopard australie

rang de dominance *Voir* dominance 131

Rapoport (A.) 208

rat 38

rat-taup 132

récepteur sensoriel 19

réciprocité 195

règle de Hamilton 199

relief épi génétique *Voir* épigénétisme 35

répertoire fonctionnel 30

réplicateur 84

réponse autonome 183

ritualisation 182

Romanes (G.) 2

rouge-gorge 22

roulage de l'œuf 24

rythme endogène 27, 28

S

sapajou de Guyane 76

schème moteur d'action fixe 30

sélection

condition-dépendante 139

de groupe 90

de parentèle 93, 199

intersexuelle 96, 148

introsexuelle 148

naturelle 84

sexuelle 95, 147

sensibilisation 58, 60

Serinus canaria *Voir* canari

SÉS *Voir* stratégie évolutivement stable

seuil de polygynie 160

sex-ratio 149

Sherry (D.) 70

Shuttleworth (S.) 68, 70

signal 170

continu 173

discret 173

Skinner (B.F.) 4, 62

sociobiologie 7

soin parental 163

Solenopsis invicta 206

sommation hétérogène 24

souris 40

spécialisation cognitive 69

spermophile de Belding 201

Spermophilus beldingi 201

starique minuscule 158

stimulus

signal 22

supranormal 26

stratégie

alternative 137

évolutivement stable 126

satellite 138

sournoise 138

Sturnus vulgaris 49

Voir étourneau

substance d'alarme 181

Suricata suricata 201

suricate 201

synapse 19

T

tamia rayé 27

Tamias striatus *Voir* tamia rayé

template *Voir* gabarit

territoire 132

d'alimentation 132

de reproduction 132

de sommeil 132

testostérone 39, 157

Thalassoma bifasciatum 152

théorème de la valeur marginale 110

Index

théorie

des jeux 116, 125

épigénétique *Voir* épigénétisme

thermoréception 19

Thorndike (E.L.) 62

Thorpe (W.) 49

Tinbergen (N.) 5

tit-for-tat 208

transduction 20, 36

Trivers (R.) 6, 210

troupeau égoïste 197

Turdus merula *Voir* merle noir

U

Uexküll (J. von) 20

ultradien 27

umwelt 20

Uta stansburiana 140

V

Vander Wall (S.) 69

vasotocine 11

vervet 211

Vestiaria coccinea *Voir* liwi rouge

vice-roi 175

vigilance anti-prédateur 197

Visalberghi (E.) 76

W

Waddington (C.H.) 35

Wallace (A.R.) 85

Warner (R.) 152

Watson (J.B.) 3

Whitman (C.O.) 4

Williams (G.) 89

Wilson (E.O.) 6

Wynne-Edwards (C.) 90

X

Xiphophorus helleri *Voir* porte-épée

Z

Zahavi (A.) 156

zeitgeber 28

Zonotrichia leucophrys 49

Zuk (M.) 156